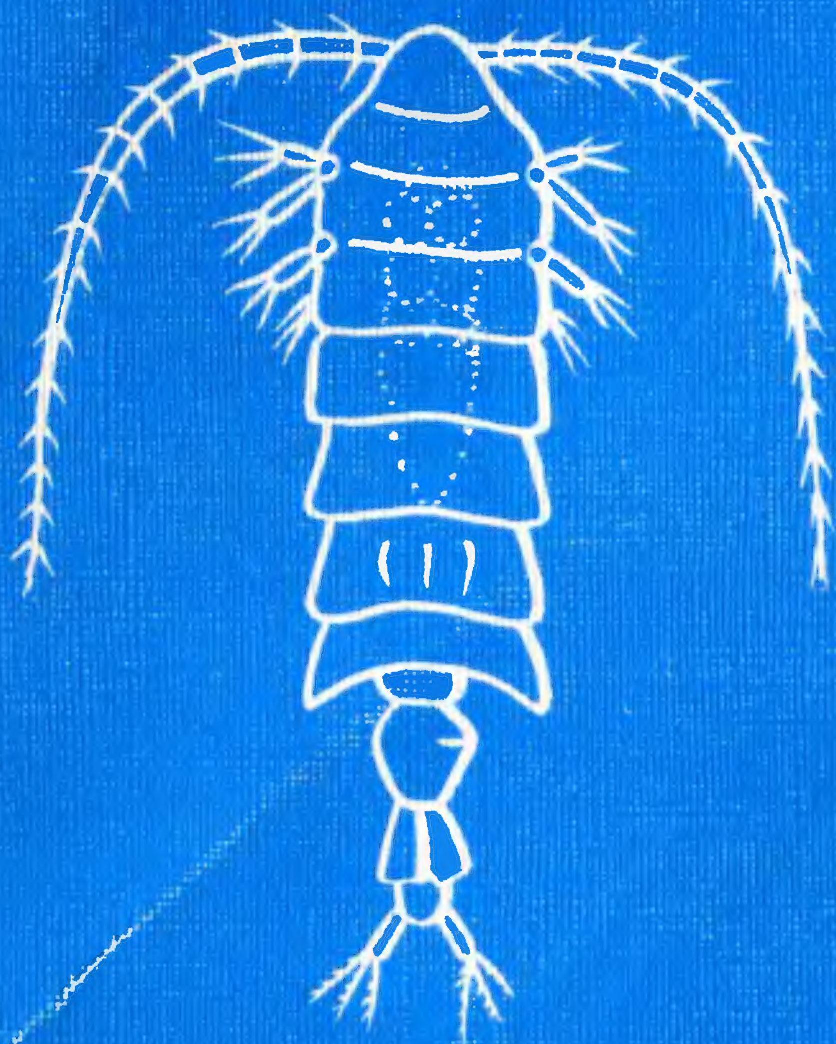
VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

Дж. Раймонт

ПЛАНКТОН и продуктивность океана



ДЖ. РАЙМОНТ

ПЛАНКТОН И ПРОДУКТИВНОСТЬ ОКЕАНА

PLANKTON AND PRODUCTIVITY IN THE OCEANS

Second Edition

Volume 2—Zooplankton

JOHN E. G. RAYMONT

Department of Oceanography in the University of Southampton



PERGAMON PRESS

Oxford New York Toronto Sydney Paris Frankfurt

Дж. Раймонт

Планктон и продуктивность океана

Второе издание

ТОМ 2. ЗООПЛАНКТОН

ЧАСТЬ II

Перевод с английского
кандидата биологических наук *Н. П. Незлина* и *А. Г. Пелымского*

Под редакцией кандидата биологических наук *К. Н. Несиса*



МОСКВА
ВО «Агропромиздат»
1988

УДК 639.2.052.34:591.524.12

Раймонт Дж. **Планктон и продуктивность океана.** Т. 2. Зоопланктон: В 2-х частях. Ч. II/Пер. с англ. Н. П. Незлина и А. Г. Пелымского; Под ред. К. Н. Несиса. — М.: Агропромиздат, 1988 — 356 с.

Рассмотрены вертикальные миграции, пища, питание и дыхание зоопланктона, обмен веществ и биохимический состав, а также некоторые другие вопросы, касающиеся зоопланктона.

Для научных работников, занимающихся проблемами биологической продуктивности океанов.

Рисунков 114, таблиц 48, библиография — 1464 названия.

Р $\frac{4002030000-040}{035(01)-88}$ 477—87

© 1983 Pergamon Press Ltd.

© Перевод на русский язык, комментарии ВО «Агропромиздат», 1988

ГЛАВА 5

ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ЗООПЛАНКТОНА*

Миграции зоопланктона с глубины по крайней мере 200 м к поверхности ночью стали известны из результатов экспедиции «Челленджера». С тех пор суточные вертикальные миграции считаются одной из наиболее характерных особенностей поведения морского зоопланктона. Даже весьма приблизительные сравнения дневных и ночных сетных ловов у поверхности показывают, что в темные часы в самых верхних слоях зоопланктона значительно больше, чем в светлые. Вряд ли найдется хотя бы одна из основных групп животных, представленных в зоопланктоне, в состав которой не входило бы по крайней мере несколько видов, совершающих суточные перемещения. Сьюэлл [1248], Фарран [391], а также Зенкевич и Бирштейн [1458], обобщая результаты исследований вертикального распределения зоопланктона, подчеркивали, что максимум его биомассы располагается выше 1000 м. Ниже число видов и особей в большинстве районов резко уменьшается. Внедрение в практику исследований современных орудий лова позволило исследователям точнее определять глубину обитания разных видов. Вертикальное распределение биомассы зоопланктона частично уже рассмотрено в гл. 1, сезонное и глубинное распределение разных таксономических групп освещено в гл. 2 и 3. Ниже описаны в основном онтогенетические и суточные миграции.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МИГРАЦИИ

Издавна известно, что поведение животного в значительной степени зависит как от сезона, так и от поколения. Более того, почти каждый ученый, занимавшийся вертикальным распределением планктона, наблюдал, что по характеру вертикального распределения разные стадии развития данного вида часто различаются. Как правило, самые младшие стадии обитают обычно ближе к поверхности и оптимальная освещенность для них, по-видимому, выше [1191]. То же самое относится и к меропланктонным формам. Расселл показал, что молодые личиночные стадии пагурид и галатеид обитают в менее глубоких слоях, чем более поздние, послеличиночные стадии. Аналогично науплии и циприсы одного и того же вида рода Balanus встречались в разных слоях [1082].

---

* В связи с тем что эта книга представляет собой вторую часть второго тома «Зоопланктон», нумерация глав, рисунков и таблиц сохранена, как в английском оригинале.

У многих обитающих на глубинах представителей различных групп зоопланктона, особенно ракообразных, с возрастом характер вертикального распределения изменяется. По данным Секигути [1242, 1243], в северной части Тихого океана зимой самки Calanus cristatus откладывают яйца в глубинных слоях (глубже 500—1000 м). Младшие копеподиты II и III стадий весной поднимаются к поверхности, где они питаются и развиваются. V копеподитная стадия появляется приблизительно в июне, затем начинает опускаться на глубину, и к ноябрю на глубине, превышающей 500 м, преобладают взрослые половозрелые особи. Иной характер носит вертикальное распределение Eucalanus bungii bungii. V копеподитная стадия и взрослые особи весной перемещаются в приповерхностные воды, где размножаются; летом они обитают на горизонте 400 м, а зимой опускаются до глубины 600 м (рис. 5.1). Секигути считает, что эти миграции связаны с пищевым поведением науплиальных стадий в отличие от видов рода Pareuchaeta, младшие науплии которых лишены ротовых придатков. Лонгхерст и Уильямс [784] обнаружили на одной станции в Северной Атлантике, что взрослые особи Pleuromamma robusta доминировали в слое 400—500 м, в то время как максимумы численности II, III и IV копеподитных стадий располагались на глубине 50—250 м.

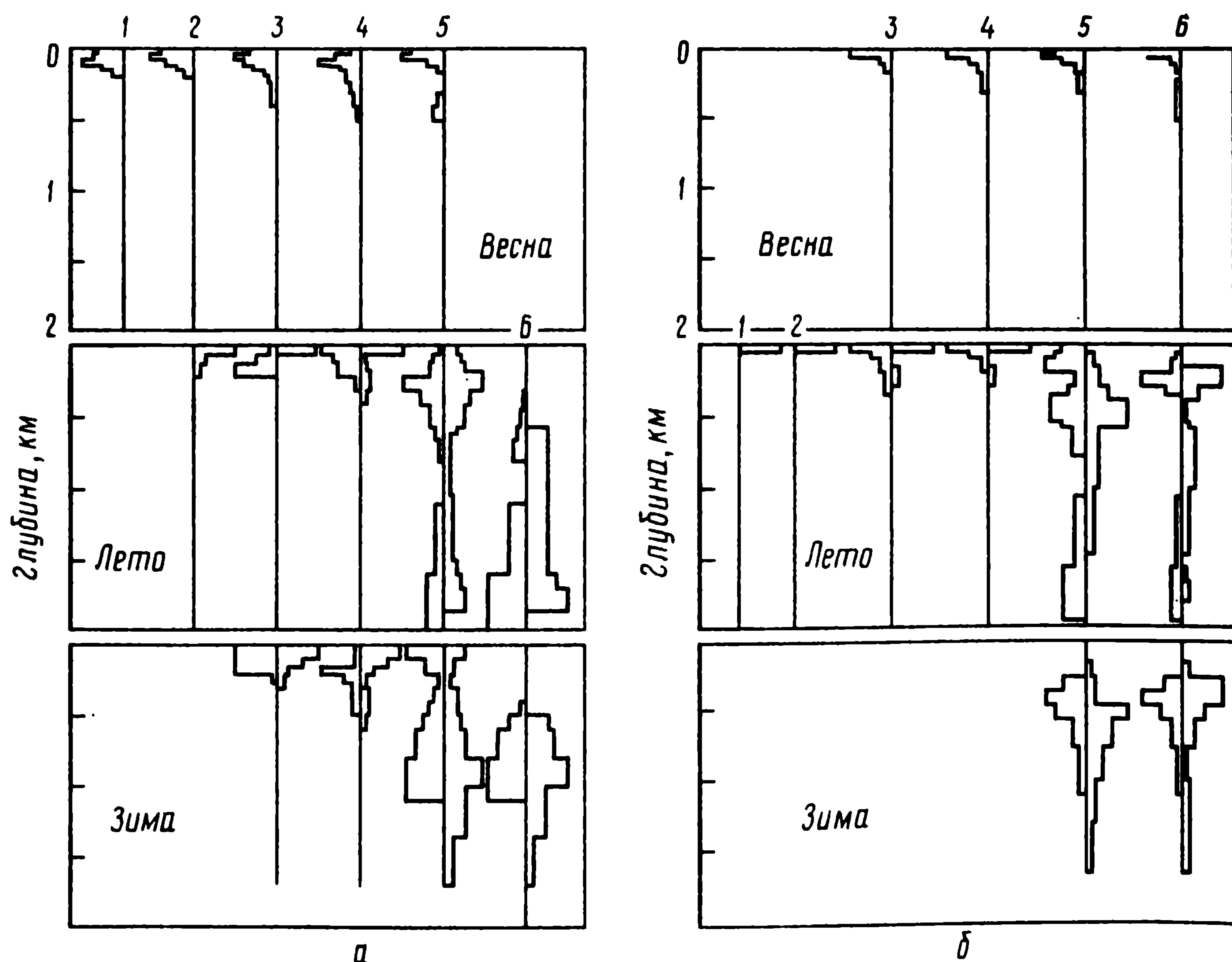


Рис. 5.1. Вертикальное распределение Calanus cristatus (*а*) и Eucalanus bungii (*б*); дневная и ночная численности показаны соответственно слева и справа от вертикальной линии. Цифры означают копеподитную стадию [1242]

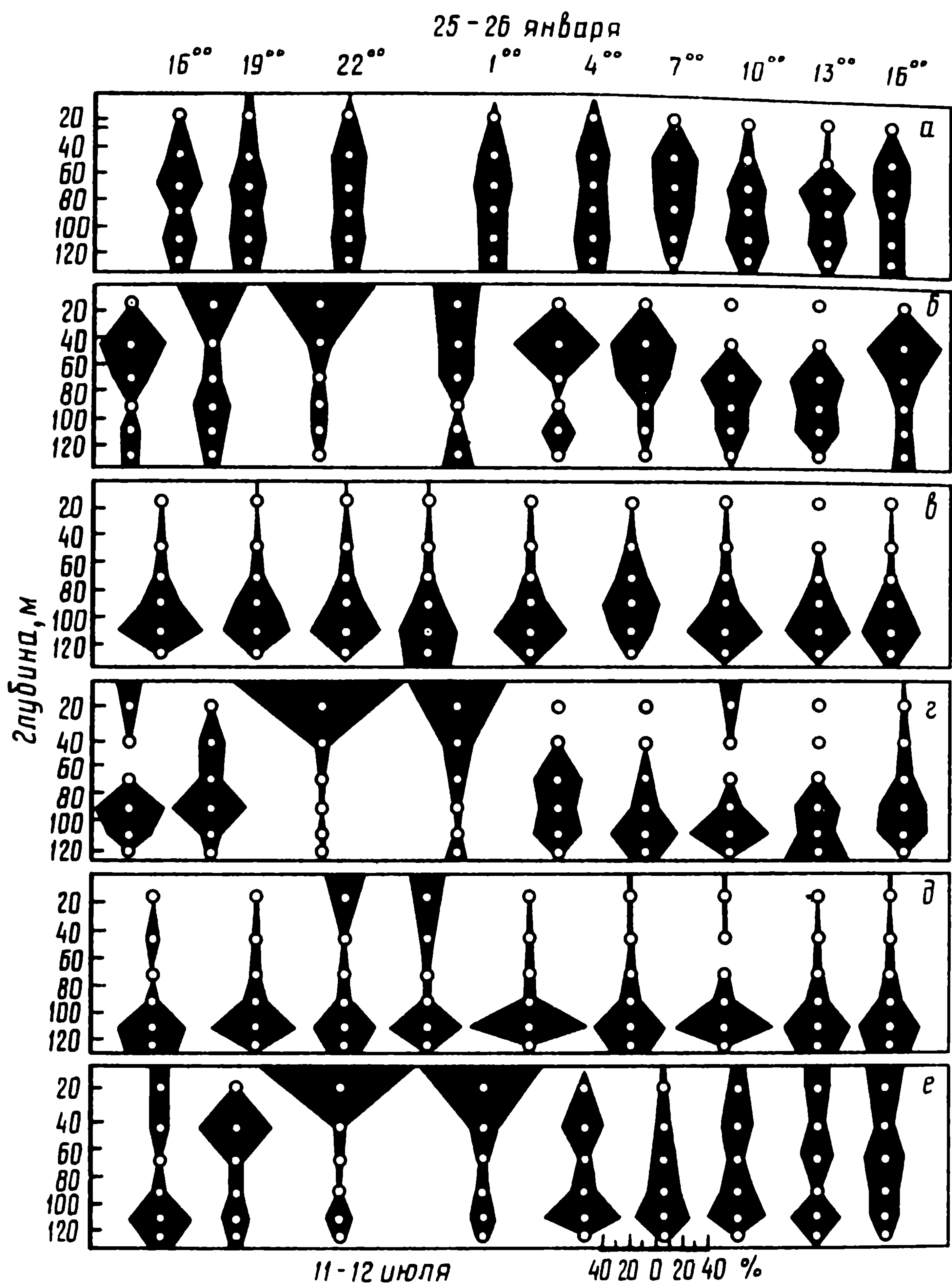


Рис. 5.2. Суточные вертикальные миграции разных стадий Calanus finmarchicus в районе залива Ферт-оф-Клайд в зависимости от времени года [845]:
а — самцы, январь; *б* — самки, январь; *в* — V стадия, январь; *г* — самки, июль; *д* — V стадия, июль; *е* — IV стадия, июль

По данным Николса [982], вблизи залива Ферт-оф-Клайд яйца и науплии Calanus finmarchicus были сосредоточены почти всегда в верхних 30 м и их распределение днем и ночью мало различалось. I, II и III копеподитные стадии были многочисленны примерно до глубины 45 м, в темное время суток они стремились подняться в самые верхние слои, причем основные перемещения совершали именно рачки III копеподитной стадии. Следующая стадия совершала вполне определенные суточные вертикальные миграции, причем днем большинство особей находилось очень глубоко (около 100 м), а с наступ-

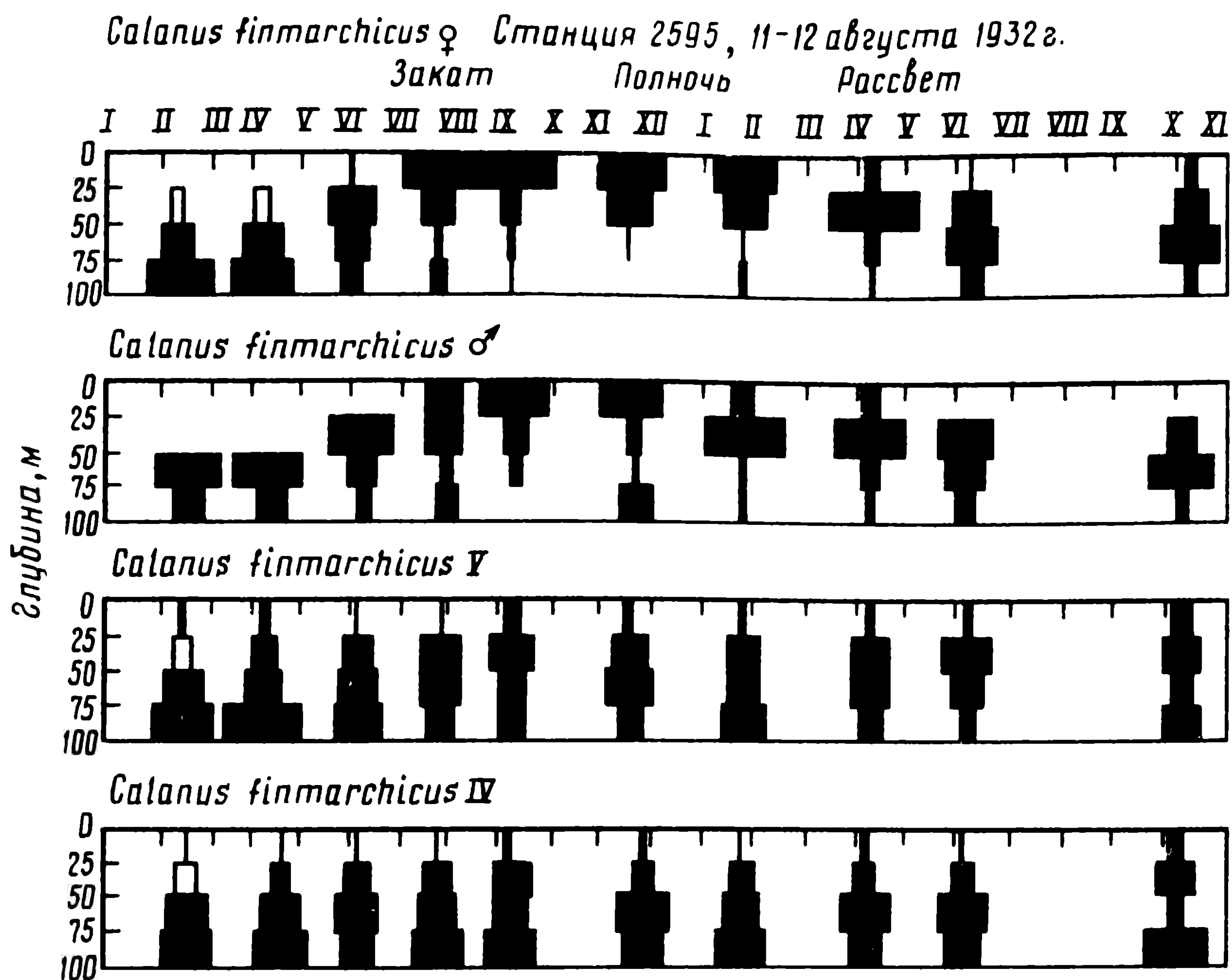


Рис. 5.3. Вертикальное распределение разных возрастных групп Calanus finmarchicus на станции к югу от Ирландии (51° с. ш., 8° з. д) [389]

лением ночи перемещалось прямо к поверхности (рис. 5.2). Вместе с тем копеподиты V стадии, по-видимому, не совершают вертикальных миграций. V копеподитная стадия — глубоководная, встречается в основном глубже 80—100 м, днем и ночью распределение почти не изменяется. Николс обнаружил, что самцы Calanus — в основном глубоководные и в отличие от самок не совершают вертикальных миграций (см. рис. 5.2). Фарран [389] также наблюдал заметные различия в поведении разных копеподитных стадий Calanus. Самые четкие суточные миграции совершали самки, а V и IV копеподитные стадии почти совсем не мигрировали (рис. 5.3). Младшие копеподиты днем находились в основном в верхних слоях. Вместе с тем I—IV копеподитные стадии Metridia lucens обитают в основном глубже 50 м, а самки и копеподиты V стадии, днем держащиеся на глубине, ночью перемещаются в промежуточные слои.

К различиям в поведении разных стадий добавляются заметные колебания между вертикальным распределением различных поколений. Многие исследователи отмечали образование дневных поверхностных скоплений копепод, особенно Calanus, состоящих из взрослых особей и копеподитов V стадии. Такое скучивание у поверхности часто носит локальный и относительно кратковременный характер. Расселл предположил, что такое распределение, столь резко отличающееся от обычного дневного вертикального, может быть

связано с физиологическими различиями между поколениями. Он показал, что вблизи Плимута не только образовывались поверхностные скопления, но и распределение взрослых особей определенно зависело от времени года [1183, 1190]. Например, в апреле максимум Calanus располагался на глубине приблизительно 10 м, а к июню он постепенно опустился приблизительно до 20 м. Опускание животных на глубину можно было бы связать с увеличением количества света, проникающего в толщу воды с весны до середины лета. Однако приблизительно в июле, августе и сентябре наблюдался резкий подъем рачков к поверхности, который, безусловно, не может быть связан с изменениями освещенности. Особи, образующие скопления в конце лета, были необычно мелкими, и Расселл считает, что это позднее поколение имело специфические физиологические потребности, в том числе более высокий световой оптимум. Поведение копеподитов V стадии также в значительной степени зависело от принадлежности к тому или иному поколению. Так, особи зимующего поколения, находящиеся на V стадии, слабо реагировали на изменения освещенности и почти не мигрировали по вертикали. Вместе с тем рачки V стадии весеннего или раннелетнего поколений могут совершать более четкие вертикальные миграции. Нечувствительность зимующих стадий к свету может быть связана с необходимостью сохранения энергии при ограниченных пищевых ресурсах.

Грейнджер [501], изучавший жизненный цикл Calanus hyperboreus в Северном Ледовитом океане, показал, что II и III копеподитные стадии зимуют подо льдом на глубине приблизительно 300—500 м и поднимаются летом на горизонт 150 м, когда пищи становится больше; взрослые самцы всегда встречались несколько глубже, чем самки (см. гл. 3). По данным Миллара [899], Calanus cristatus, C. plumchrus и C. finmarchicus в Атлантическом и Тихом океанах совершают сезонные вертикальные миграции и обитают в широком диапазоне глубин (гл. 3), тогда как молодь C. hyperboreus мигрирует вверх спустя 1—2 мес после рождения [263]. Кособокова [706] показала, что взрослые самки C. glacialis зимой не мигрировали по вертикали, а оставались в менее холодных глубинных слоях.

Виноградов [1389а] указывает, что два антарктических вида Calanus propinquus и Calanoides acutus размножаются у поверхности, где молодь активно питается; старшие стадии опускаются для зимовки на глубину. Большая часть популяции последнего вида в июле и августе держится глубже 500 м; с октября происходит постепенный подъем и животные населяют в основном верхний 250-метровый слой до марта, а затем опускаются на глубину (рис. 5.4) [26]. У побережья тропической Западной Африки Calanoides carinatus выметывает яйца в верхнем 10-метровом слое, в котором в результате апвеллинга содержится много фитопланктона, поедаемого младшими возрастными стадиями [139, см. главу 3].

Что касается остракод, то зрелые самки и яйца Gigantocypris mulleri были обычны в слое 1200 м, в то время как молодь обитала ближе к поверхности, на глубине 800—1000 м [906]. Эйнджел [30] обнаружил взрослых особей Conchoecia daphnoides днем на глубинах,

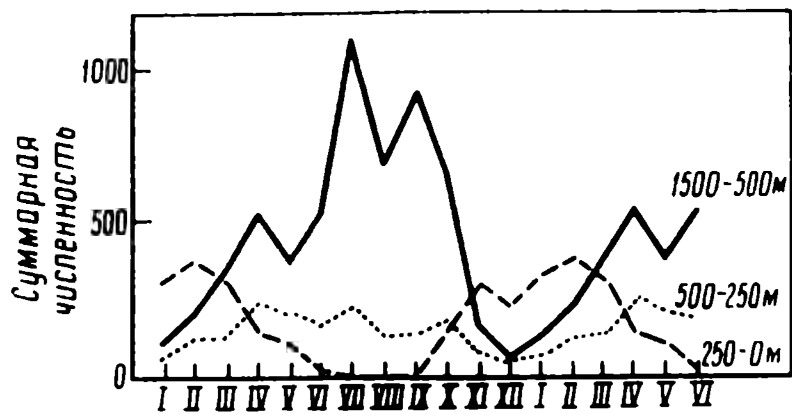


Рис. 5.4. Ежемесячные изменения средней численности всех возрастных стадий Calanoides acutus на трех горизонтах [26]

как минимум, 600 м, а ночью самки активно мигрировали на глубину 400 м и даже выше. Молодь IV стадии этого крупного вида оставалась в слое 50—200 м, в то время как старшие V и VI стадии вели себя так же, как взрослые особи, причем самцы мигрировали менее активно.

У гипериид Primno macropa, Scina crassicornis и Vibilia armata взрослые особи обоего пола населяют, как правило, более глубокие воды, чем молодь [1340] (рис. 5.5). Это относится также к Parathemisto japonica, молодь которого длиной свыше 5 мм остается в верхнем 100-метровом слое [1244].

Эвфаузииды — важная группа зоопланктона, поэтому им посвящены работы многих исследователей (см. гл. 2 и 3). Комаки [702] описал преднерестовые скопления эвфаузиид, которые могут совпадать с присутствием ядер холодных вод. Из подробных описаний жизненных циклов Euphausia superba и северного криля Meganyctiphanes norvegica следует, что яйца, отложенные в верхнем 150-метровом слое, опускаются до вылупления науплиев в океанических райо-

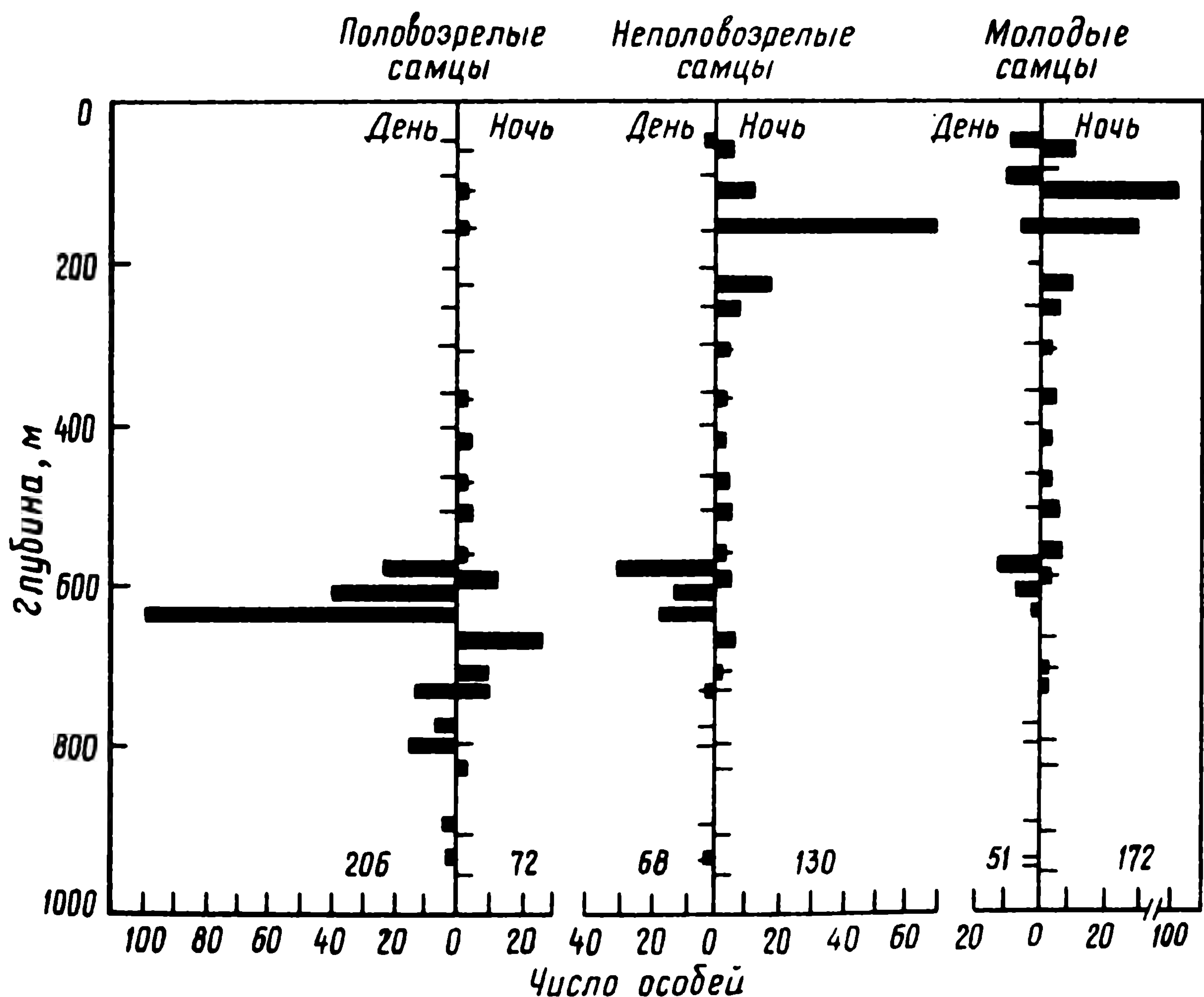


Рис. 5.5. Общее количество разных возрастных групп самцов Primno macropa в ловах [1340]

нах до глубины 1500 м, а в шельфовых — до дна. После этого начинается их развитие, которое включает подъем к поверхности. Макинтош [809] показал, что у Euphausia superba подъем происходит чаще всего на первой стадии калиптопис. Очевидно, имеются значительные расхождения между разными видами и местообитаниями. В восточной тропической части Тихого океана стадии калиптопис E. diomedeae днем и ночью встречались только в верхнем 100-метровом слое; крупные фурцилии совершали незначительные миграции, но в дневное время не опускались до глубины 400 м, где обитают взрослые особи и старшая молодь [188]. Виноградов [1389а] отмечает, что личинки батипелагических видов Bentheuphasia amblyops и Thysanopoda cornuta были пойманы выше 100 м, в то время как взрослые особи редко поднимаются до горизонта 700 м и живут обычно глубже (более 2000 м, см. гл. 2).

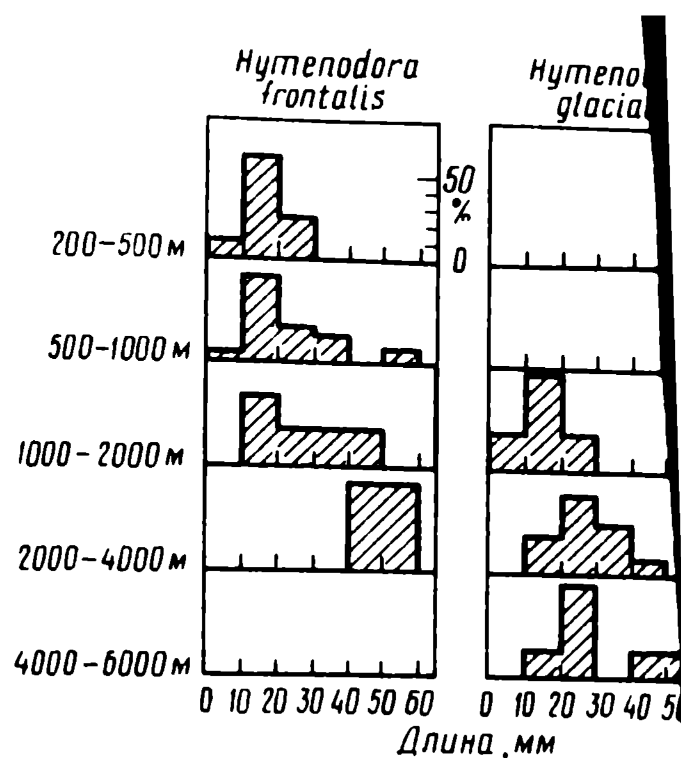


Рис. 5.6. Зависимость длины тела двух видов рода Hymenodora от глубины [1389а]

Омори [993], напротив, цитирует Хейгорда [573], который отмечал, что крупные яйца креветки Amphionides reynaudii с высоким содержанием желтка поднимаются с глубины 2000 м, где происходит нерест, в эпипланктонные слои, в которых продолжается их личиночное развитие. По мере роста молодь и подрастающие особи опускаются в глубинные слои, где обитают взрослые особи. Сходным образом младшие стадии Hymenodora frontalis и H. glacialis опускаются по мере увеличения длины тела [1389а] (рис. 5.6). Несущие яйца самки Sergia lucens поднимаются для нереста к поверхности, где личинки остаются и питаются фитопланктоном, а возвращение в глубинные воды начинается на стадии зоэа [993] (рис. 5.7). Как у многих копепод и других представителей зоопланктона, эти онтогенетические миграции обусловлены, по-видимому, режимом питания животных.

Давно замечено, что младшие стадии хетогнат обитают ближе к поверхности. Фарран [389] наблюдал, что наиболее крупные особи Sagitta elegans днем находились у дна, а ночью поднимались в верхний 30-метровый слой. Младшие особи Sagitta днем располагались ближе к поверхности и с наступлением ночи поднимались прямо к поверхности. Выше уже упоминались классические работы Расселла [1182, 1184, 1185, 1191, 1192, 1193] по распределению хетогнат. В заливе Суруга (Япония) — мелководном районе Тихого океана — Нагасава и Марумо [953] изучали популяцию неритической Sagitta nagae и обнаружили, что I стадия часто встречалась днем у поверхности, в то время как большая часть особей III и IV стадий концентрировалась в верхнем 20-метровом слое ночью. Виноградов [1389а] приводит в качестве примера Eukrohnia hamata и Sagitta gazellae,

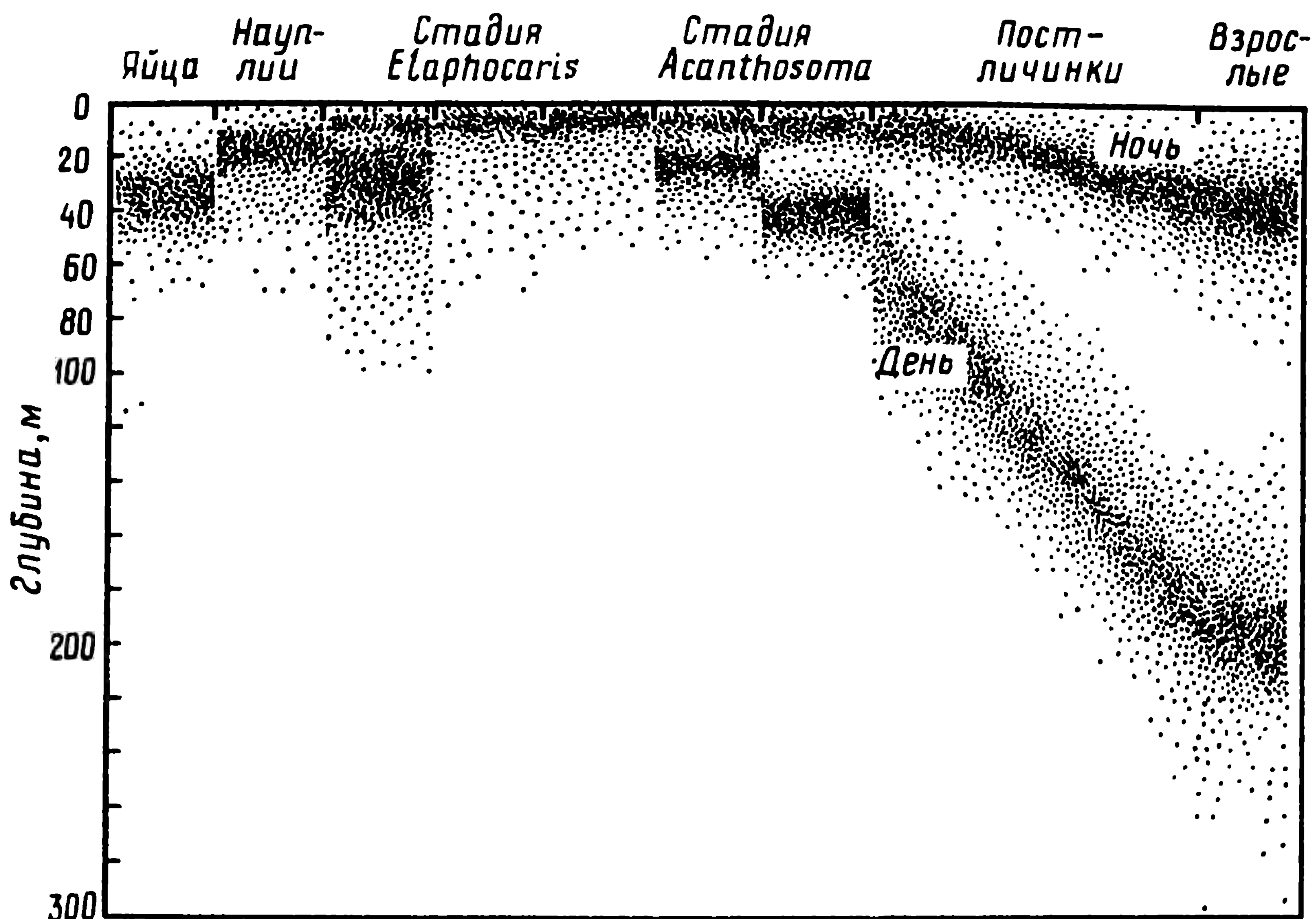


Рис. 5.7. Схема вертикального распределения Sergia lucens в процессе развития от яйца до взрослой особи [993]

которые размножаются в глубинных водах и мигрируют вверх на ранних стадиях развития, в то время как несколько видов батипелагических миктофид размножаются в самой верхней области своего вертикального диапазона, в пределах которого они совершают миграции. Поведение молоди некоторых головоногих моллюсков было описано в гл. 3; Несис [978] отмечал, что личинки мезопелагического вида Abraliopsis affinis встречаются в эпипланктонных слоях, а батипелагического вида Japetella diaphana — в обширной толще воды.

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ

Еще в 1912 г. Эстерли показал, что у Калифорнийского побережья Calanus обычно мигрирует ночью к поверхности даже с глубины 400 м, где он концентрируется в дневное время. Metridia lucens мигрирует сходным образом с дневной глубины обитания примерно 300 м, приближаясь ночью к поверхности. Другие менее многочисленные виды копепод с наступлением темноты также совершают миграции к поверхности. Однако около шести видов, в том числе Euchirella galeata и Gaetanus unicornis, днем обитающие на глубине в основном свыше 400 м и ночью поднимающиеся до глубин менее 200 м, никогда не встречались на поверхности. Вопрос о степени участия истинно батипелагического планктона в суточных миграциях довольно сложен, однако Меррею и Йорту [949] удалось показать, что мигрировать к поверхности может планктон, обитающий до глу-

бин 800 м. Харди и Гюнтер [551] также установили, что несколько довольно глубоко живущих видов копепод, в том числе Metridia spp. Scolecithricella minor и особенно Pleuromamma robusta в антарктических водах, могут ежедневно мигрировать на расстояние 400—500 м, перемещаясь к поверхности в сумерках. В более поздней работе Уотермана и др. [1404] было показано, что суточные вертикальные миграции совершают различные декаподы, мизиды, эвфаузииды и амфиподы, живущие на глубинах по крайней мере до 1000 м; амплитуда перемещений различных видов превышала, по-видимому, 200 м и могла достигать 600 м.

Усовершенствованная техника ловов с использованием замыкающихся сетей позволила исследователям установить амплитуду миграций у различных групп, особенно в океанических районах. Рудяков и Цейтлин [1180] показали, что зоопланктон, представленный в основном копеподами, остракодами, эвфаузиидами, рыбами-гоностомидами и миктофидами, на долю которого приходилось около 13% общей биомассы зоопланктона возле Канарских островов, мигрирует более чем на 100 м. Даже обитающие в нейстонных слоях микропланктонные инфузории перемещались с поверхности на глубину 10—20 м в 14—16 ч; глубина обитания тинтиннид также незначительно изменялась [1446]. Однако наиболее изученным и документированным оказалось миграционное поведение копепод.

Маршалл и Орр [845], обобщившие данные о вертикальных миграциях и вертикальном распределении, подчеркнули сложность поведения Calanus. Например, в районе Ферт-оф-Клайда самки Calanus в конце зимы и начале весны днем обитают на глубине, а ночью наблюдается заметная миграция. Однако приблизительно в апреле—мае происходит неожиданный подъем и образование скоплений на поверхности, после чего следующее поколение стремится опуститься в более глубокие слои. Следовательно, время года, когда поколения животных приближаются к поверхности, не совпадает даже в Ферт-оф-Клайде и у Плимута. В других районах характер вертикального распределения может отличаться от наблюдаемого в британских водах. В полярных водах Богоров [156] наблюдал скопление Calanus на поверхности в летние месяцы при постоянном освещении. Не только Calanus, но и все доминирующие там виды зоопланктона держатся в верхних слоях и не совершают заметных вертикальных миграций в более глубокие горизонты. Однако осенью с началом чередования светлого и темного времени суток все массовые копеподы, в том числе Calanus, Pseudocalanus, Microcalanus и Metridia, совершают четкие суточные вертикальные миграции, даже с глубины 100—200 м к поверхности. Только на Oithona эти изменения, по-видимому, не оказывают влияния. Во время зимней полярной ночи копеподы постоянно держались в глубинных слоях.

Эти результаты лишь подтверждают различия в поведении животных даже в полярных водах. Так, Богоров приходит к выводу, что Metridia spp. и Microcalanus обитают летом на поверхности. Однако Уссинг [1376], работавший у Восточной Гренландии, показал, что Metridia longa (и вероятно, Microcalanus) зимой встречались

в верхних слоях, а полярным летом — в глубинных. Он согласен, что Metridia в конце лета и осенью совершает интенсивные вертикальные миграции. Результаты Уссинга означают, что Calanus, с одной стороны, и Metridia (и Microcalanus), с другой, представляют два разных типа поведения. Дигби [343], однако, предполагает, что Calanus даже зимой совершает ограниченные вертикальные миграции; и Metridia, и Calanus совершают миграции, однако очевидное различие в характере их поведения вытекает из того, что Metridia летом живет в более глубоких слоях.

Очень интересные наблюдения над различиями в характере вертикальных перемещений одного вида провел Кларк [240] в заливе Мэн. Calanus и Metridia мигрировали ночью с глубин свыше 120 м к поверхности, причем у Calanus в миграциях участвовали взрослые особи, а также IV и V копеподитные стадии. Эти перемещения в заливе происходили на относительно глубоководной станции, где глубина составляла приблизительно 200 м, в то же самое время на мелководье банки Джорджес Calanus концентрировался примерно в верхних 30 м и мигрировал лишь незначительно. Metridia, однако, продолжала совершать явно выраженные вертикальные миграции. Кларк объяснял различия в поведении Calanus тем, что над банкой Джорджес и в глубокой части залива обитали разные поколения. В условиях исключительной замкнутости популяций каляноид в заливе Мэн [1121] вполне возможно, что в двух районах обитают разные поколения. Изменчивость суточных вертикальных миграций вытекает из наблюдений многих исследователей, которые утверждают, что в одной и той же популяции зоопланктона особи одного вида, пола и стадии могут совершать различные вертикальные миграции. Есть основания полагать, что такая изменчивость поведения частично зависит от физиологического состояния, связанного с такими факторами, как созревание гонад и питание. Маршалл и Орр [849] показали изменение суточных вертикальных миграций от года к году. Степень зрелости гонад определенно является фактором, влияющим на миграции, причем созревшие самки мигрируют более активно.

Маршалл [839], исследуя вертикальное распределение Microcalanus в заливе Лох-Стивен (вблизи Ферт-оф-Клайда), обнаружил, как и Уссинг, что весной и летом все стадии каляноид на поверхности отсутствовали, хотя зимой они, возможно, достигали верхних слоев. У всех других мелких копепод в заливе Лох-Стивен характер вертикального распределения был почти одинаков — с апреля по июнь они находились в верхних слоях, а в июле и августе опускались глубже. У Pseudocalanus и Acartia эти изменения глубины обитания были наиболее выражены; у Centropages и Temora опускание проявлялось несколько слабее, а у Oithona почти незаметно. Как и у Calanus, младшие стадии всех видов держались ближе к поверхности.

В отчетах об экспедиции на «Дискавери» Харди и Гюнтер [551] показали, что некоторые антарктические зоопланктонные виды, особенно Calanus acutus, Rhincalanus gigas и Eukrohnia, очевидно, не совершают суточных вертикальных миграций, но у них заметны чет-

кие сезонные изменения вертикального распределения. Другие антарктические виды совершают явно выраженные суточные миграции; к ним относятся Pleuromamma robusta, Metridia, Pareuchaeta antarctica, Scolecithricella minor, Euphausia triacantha и E. frigida. В отличие от этих видов у Salpa fusiformis и амфиподы Vibilia antarctica заметны небольшие миграции, но их вертикальные перемещения происходят медленнее и в более позднее время суток. Зато Drepanopus pectinatus ночью очень быстро мигрирует к поверхности с глубины по крайней мере 200 м, а другой вид копепод — Calanus simillimus хотя и не совершает столь интенсивных миграций, регулярно и быстро перемещается ночью с дневной глубины обитания примерно 100—150 м непосредственно к поверхности. Амфипода Parathemisto также мигрирует с глубины приблизительно 80—100 м к поверхности, хотя и несколько медленнее. В очень высоких широтах существуют, по-видимому, все типы миграций, и характер поведения изменяется по сезонам в долгие периоды зимней темноты. В центральной части Северного Ледовитого океана вертикальное распределение Calanus hyperboreus и C. glacialis изменяется незначительно, хотя взрослые самки C. glacialis летом и осенью совершают небольшие миграции [706]. Сходным образом суточные перемещения Calanoides acutus происходят в Антарктике только в летние месяцы; зимой копеподы остаются в глубине, превышающей 500 м (см. гл. 3, рис. 5.8) [26]. Такие сезонные изменения активности копепод были отмечены также Мораиту-Апостолопулу [920]. Calanus tenuicornis — массовый вид в заливе Сароникос зимой — совершал в холодный период суточные миграции с глубины 100 м к поверхности, в то время как летом животные оставались на глубине 100—200 м и не мигрировали. Mecynocera clausi, Lucicutia flavicornis и Oncaea mediterranea были наиболее активны осенью, а в теплые месяцы оставались глубже 100 м.

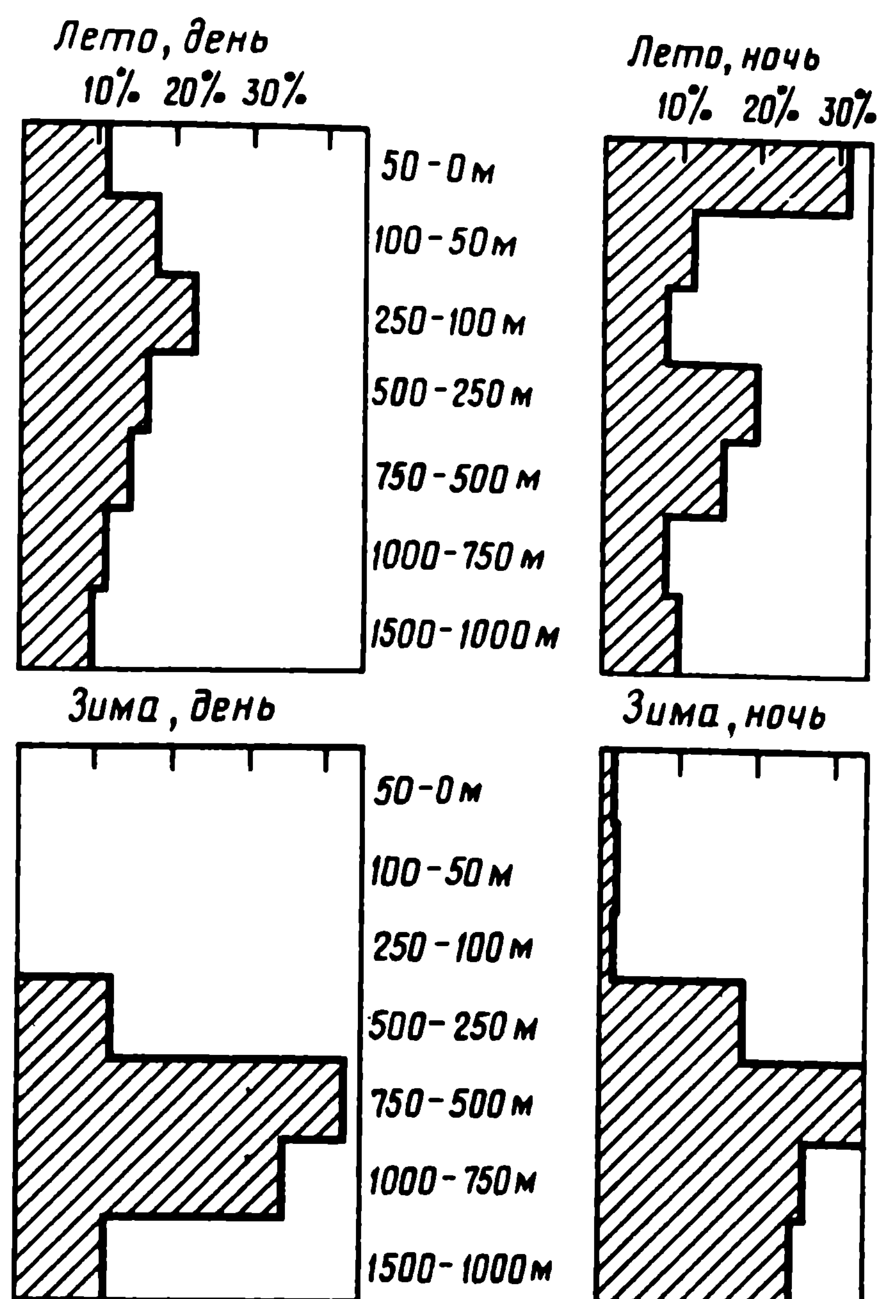


Рис. 5.8. Распространение (в %) Calanoides acutus летом (декабрь—март) и зимой (июнь—сентябрь). Сезонные миграции видны из сравнения гистограмм для зимы и лета, суточные миграции — только из гистограмм для лета [26]

В глубоких водах Японского моря Виноградов и Сажин [1395] обнаружили высокую биомассу Metridia pacifica на глубине около

2000 м. Ночью M. pacifica совершала миграции большой протяженности.

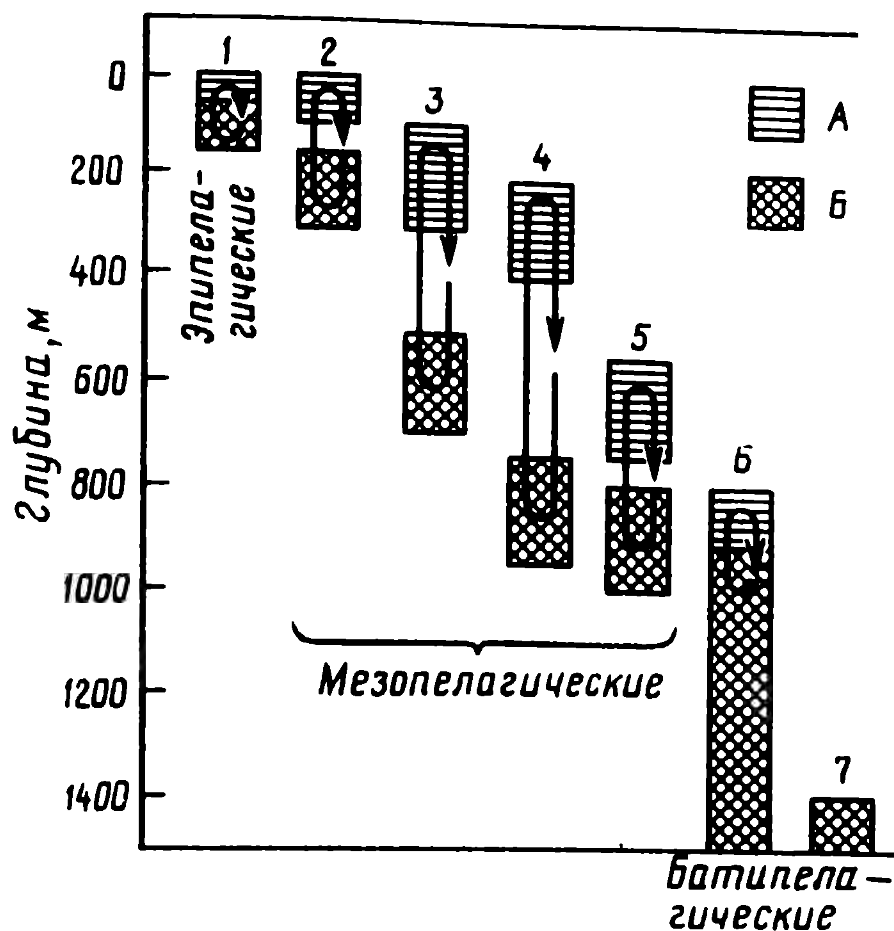
Изучение батипелагических копепод в тропической части Тихого океана показало, что Gaussia princeps совершает миграции на 460 м, а Megacalanus princeps и Pareuchaeta hanseni на 340 и 130 м соответственно [519]. Анализируя распределение циклопоид в верхнем 300-метровом слое экваториальной части Тихого океана, Цалкина [1367] обнаружила, что только два вида рода Oncaea (O. mediterranea и O. conifera) совершают заметные вертикальные перемещения (примерно 125 м). Однако в северо-восточной части Индийского океана ядро популяции всех Oncaeidae ночью сдвигается вверх. Рудяков [1179], изучавший несколько групп животных у Канарских островов, привел амплитуды миграций для копепод: Euchirella — 500, Pleuromamma xiphias — 324 м и P. robustus — 190 м.

Интересно, что изменения вертикального распределения, до некоторой степени сходные с изменениями вертикального распределения копепод, заметны и у других представителей зоопланктона. Так, Расселл [1181], изучая распределение Sagitta, предположил, что и Sagitta elegans и S. setosa с апреля по июнь в дневное время обычно опускаются с глубины приблизительно 15—20 м значительно глубже 25 м. Это также можно рассматривать как реакцию на увеличение освещенности от весны к лету. Однако в июле—сентябре сагитты поднимались и занимали зоны с такой освещенностью, которой они до того избегали, и это, возможно, отражает изменения их физиологического состояния (см. ниже). Бигелоу и Сирс [133] и Пирр [1031] также показали, что S. elegans ночью концентрировалась на поверхности, а днем опускалась. Такой характер миграций, зависящий от времени года и возраста животных, свойствен также S. nagae на мелководьях неритической зоны у Японии [953]. В тропической части Тихого океана S. enflata, S. bipunctata, S. regularis и S. serratodentata совершали короткие миграции, которые, по мнению Колосовой [700], зависят от освещенности, хотя первые два вида начинают подниматься уже в 14 ч. Расселл [1183] ранее отмечал миграции у S. bipunctata. Роу [1101] у Канарских островов наблюдал, что S. enflata не совершала активных миграций, а S. serratodentata перемещалась ночью с глубины 250 м вверх, в то время как молодь Eukrohnia spp. поднималась на эту глубину.

Некоторые сведения о реже наблюдаемых обратных миграциях касаются прибрежных кладоцер. В мелководных районах Внутреннего моря плотные поверхностные популяции Podon polyphemoides и Evadne tergestina ночью мигрируют ко дну или в зону непосредственно над ним [995]; такие же перемещения наблюдались у P. polyphemoides в Чесапикском заливе [165].

Подобно копеподам, некоторые виды эвфаузиид совершают интенсивные миграции и значительно различаются по поведению. Марр [835] указал, что из-за образования скоплений невозможно было точно определить вертикальные перемещения Euphausia superba, но предположил отсутствие явного суточного ритма, хотя между 22 и 4 ч скопления концентрировались в 5 м от поверхности. Днем

Рис. 5.9. Схема суточных миграций пелагических креветок [993]:



А — глубина обитания основной части популяции ночью, *Б* — глубина обитания основной части популяции днем; *1* — основная часть популяции днем и ночью держится в верхнем 150-метровом слое. Прибрежные и эпипелагические виды, включающие все виды родов Acetes, Peisos и Lucifer; *2* — от поверхности до 100 м (ночь) и 150—300 м (день). Верхнемезопелагические виды: Sergestes arcticus, S. similis, Sergia lucens, Pasiphaea sivado (Risso); *3* — 100—300 м (ночь) и 500—700 м (день). Нижнемезопелагические виды: Gennadas incertus, G. propinquus Rathbun, Funchalia villosa, Sergestes armatus Kröyer, S. atlanticus H. Milne Edwards, S. corniculum Kröyer, S. erectus Burkenroad, S. orientalis Hansen, S. pectinatus Sund, S. sargassi Ortmann, S. vigilax Stimpson, Sergia prehensilis, S. scintillans (Burkenroad), Acanthephyra quadrispinosa, A. sexspinosa Kemp, Systellaspis debilis, Parapandalus richardi, P. zurstrasseni Balss; *4* — 200—400 (ночь) и 750—950 м (день). Нижнемезопелагические виды (интенсивно мигрирующие): Gennadas bouvieri Kemp G. valens, Sergia inequalis (Burkenroad) S. gardineri (Kemp), S. splendens (Sund), Acanthephyra purpurea; *5* — 550—750 м (ночь) и 800—1000 м (день). Нижнемезопелагические виды (мигрирующие на короткие расстояния): Gennadas capensis Calman, G. elegans, Sergia robustus Acanthephyra acanthitelsonis Bate, A. pelagica; *6* — 800—1400 м (ночь) и 900—1500 м (день) Bentheogennema borealis, B. intermedius (Bate), Sergia japonicus, Petalidium foliaceum, P. obesum (Kröyer), Parapasiphae sulcatifrons (Smith), Acanthephyra prionota Foxton, Hymenodora frontalis; *7* — основная часть популяции обитает глубже 1400 м ночью и днем. Acanthephyra stylorostratis (Bate), Hymenodora glacialis, H. gracilis, Physetocaris microphthalma Chace Amphionides reynaudii.

на глубине, превышающей 160 м, было поймано всего несколько особей. Мохлин [869] и Виборг [1418] описывают вертикальные перемещения Meganyctiphanes norvegica и соотносят их с размерными классами. На основании большого числа проб, взятых в трех зонах южной тропической части Тихого океана, Роже [1165] смог разделить некоторые из многих пойманных видов на три категории в соответствии с преодолеваемыми во время миграций расстояниями (табл. 5.1). Он подчеркнул, что наличие термоклина не влияло на размах миграций (см. ниже).

Терстон [1340, 1341] описывает миграции амфипод в районе Канарских островов. Амплитуда миграций обычно составляла менее 100 м, но у некоторых глубоководных видов она была больше; гаммароидеи Cyphocaris anonyx и C. challengeri были обнаружены приблизительно на 250 м выше своих дневных глубин обитания, составлявших соответственно 500 и 800 м. Из гипериоидей Scina crassicornis и Vibilia armata могли перемещаться вверх более чем на 400 м, хотя среднее преодолеваемое расстояние составляло примерно 250—300 м. У доминирующего в этом районе вида Primno macropa размах миграций изменялся от 100 до 400 м, причем глубже живущие особи, особенно самцы, перемещались на более значительные расстояния с дневного уровня примерно 600 м до глубины 40 м (см. рис. 5.5) [1179].

Диапазон вертикального распространения декапод широк — от поверхности приблизительно до 6000 м [993, 1389а]. Они включают несколько интенсивно мигрирующих видов. Среди них Sergia robustus, Gennadas valens и Funchalia villosa, глубина обитания которых меняется от 450 м днем до 70 м ночью [429] (рис. 5.9). Размах миграций у сергестид значительно колеблется — от 825 м у S. splendens до менее 100 м у S. japonicus [345]. Дональдсон полагает, что это связано с конкуренцией за пищу.

Среди текосомат интересно отметить такой широко распространенный вид, как Limacina inflata, который в Карибском море совершает протяженные миграции (примерно 200—300 м), проходящие через пикноклин [525]. Разность температур может достигать 20°С, колебания солености — $4^0/_{00}$. Молодь, однако, обычно остается в теп-

Таблица 5.1. Средние оценки глубины слоев максимальной численности разных видов эвфаузиид днем и ночью в трех зонах южной части Тихого океана. Эвфаузииды сгруппированы по характеру вертикального распределения [1165]

Виды, совершающие протяженные миграции (амплитуда миграции превышает 200 м)			Виды, совершающие короткие миграции (амплитуда 50—100 м)			Немигрирующие виды (или виды, амплитуда миграции которых менее 50 м)	
	День	Ночь		День	Ночь		
Thysanopoda tricuspidata	450	100	Мезопелагические			Эпипелагические	
Thysanopoda monacantha	600	250					
Thysanopoda pectinata	600	300	Stylocheiron abbreviatum	300	200	Stylcheiron suhmii	150
Thysanopoda obtusifrons	600	250				Stylocheiron microphthalma	150
Thysanopoda aequalis	550	100	Глубоководные			Stylocheiron carinatum	150
			Nematoscelis tenella	500	350	Stylocheiron affine	200
Euphausia fallax	350	150	Nematobrachion flexipes	500	400		
Euphausia diomedae			Nematobrachion sexspinosus	500	400		
Euphausia brevis	450	50	Nematobrachion boopis	600	500	Мезопелагические	
Euphausia mutica			Thysanopoda orientalis	600	500	Stylocheiron longicorne	300
Euphausia gibba	600	150	Thysanopoda cristata	600?	400?	Stylocheiron elongatum	350
Euphausia tenera	450	100	Bentheuphausi amblyops	900	700?		
Nematoscelis microps	500	250					
Nematoscelis gracilis	550	350					
Nematoscelis atlantica	500	300					

лых поверхностных водах. Это также отмечал Фронтье [444] у берегов Мадагаскара. Аналогичное поведение наблюдалось у взрослых особей Limacina bulimoides, причем 97% популяции поднималось с дневной глубины 225 м до приблизительно 50 м ночью. В число мигрирующих видов входят также взрослые особи Limacina lesseurii, Cuvierina columnella, Diacria trispinosa, Cavolinia inflexa и Styliola subula. Creseis acicula медленно перемещается ночью с глубины 65 м к поверхности, хотя на двух станциях, на которых был отмечен апвеллинг, некоторые взрослые особи оставались на поверхности в течение суток. В отличие от C. acicula обе формы Creseis virgula совершали обратные миграции; 55% взрослых особей C. virgula conica днем обитало на поверхности, а ночью их доля там снижалась до 2,5%.

Несис [978] обобщил данные по вертикальным перемещениям некоторых головоногих. Эпипланктонные кальмары Symplectoteuthis oualaniensis и Onychoteuthis banksi banksi мигрируют на небольшое расстояние с глубины 100—200 м к поверхности ночью, а слой их дневного обитания занимают такие мезопелагические виды, как Abraliopsis affinis, Leachia pacifica и Pterygoteuthis giardi, поднимающиеся с глубины 600—700 м. Сходную картину отмечали Гиббс и Ропер [482] в Атлантике на полигоне «Оушен Акр» у Бермудских островов для P. giardi и Pyroteuthis margaritifera, хотя максимальные глубины обитания были здесь меньше. Эти данные относятся к взрослым особям; поведение личинок описано в гл. 3. У берегов Калифорнии мезопелагический кальмар Histioteuthis heteropsis мигрирует ночью с 700 м до менее чем 400 м [113].

Хотя некоторые сифонофоры имеют довольно широкое вертикальное распределение, у них, очевидно, существуют вертикальные миграции. Барэм [68, 69] предполагает, что глубинные звукорассеивающие слои частично связаны с сифонофорами-физонектидами, особенно Nanomia bijuga. Эта сифонофора встречалась у берегов Калифорнии на умеренных глубинах — примерно 260—440 м, и ее скопления, иногда довольно значительные, заметно перемещались по вертикали, оставаясь, по-видимому, приуроченными к глубинным звукорассеивающим слоям. Барэм отмечает способность этих Nanomia быстро и активно плавать: подъем и спуск осуществляются путем регулирования содержания газа, что и позволяет им совершать вертикальные миграции. У двух других представителей физонектид (один из них, вероятно, Halistemma rubrum), обитающих на меньших глубинах, также были заметны суточные вертикальные миграции. Мур [913, 915], изучавший зоопланктон в верхнем 300-метровом слое у Бермудских островов и во Флоридском течении, обнаружил зависимость между дневной глубиной обитания некоторых видов сифонофор и освещенностью или температурой. Пью [1080] отмечает большую (около 200 м) амплитуду миграций двух видов — Amphicaryon acauli и Hippopodus hippopus, которые плохо плавают, и объясняет это тем, что у них может наблюдаться непрерывный цикл, связанный с температурой, поскольку размах миграций, отмеченный Муром в Карибском море, меньше, чем у Канарских остро-

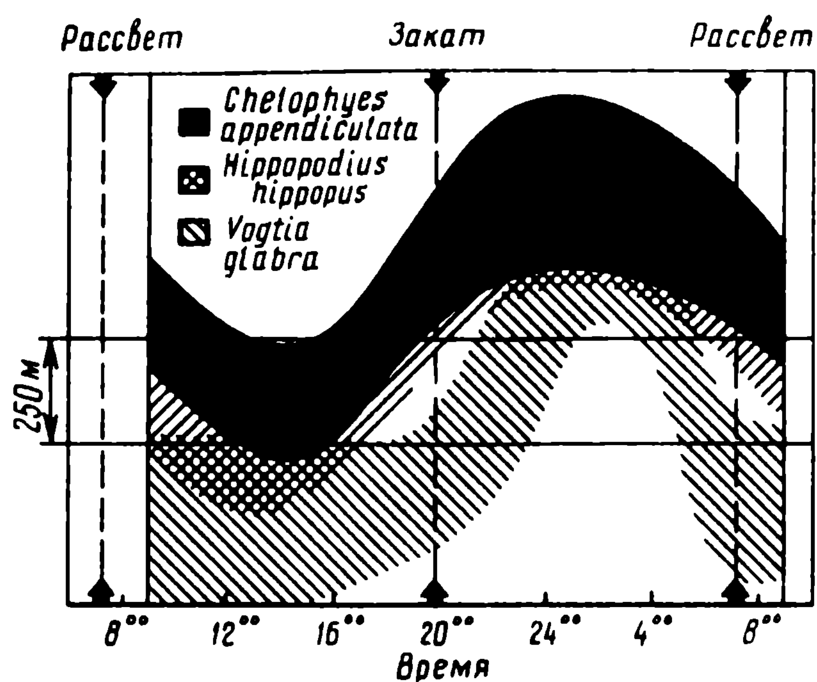


Рис. 5.10. Схема суточных вертикальных миграций трех видов сифонофор [1081]

вов, где были проведены наблюдения Пью.

Медленные миграции трех видов схематически показаны на рис. 5.10. У Chelophyes appendiculata максимальная дневная глубина обитания, вероятно, около 250 м, Hippopodus hippopus может обитать глубже, а ночью достигает минимальной глубины 50—100 м. Vogtia glabra и Halistemma rubrum перемещаются с больших глубин вверх через 250-метровую зону, в которой наибольшая их численность зарегистрирована в ловах, проведенных на восходе и закате.

Эвдоксидная стадия Ceratocymba sagittata мигрирует с высокой скоростью и на большие расстояния, перемещаясь ночью с глубины 300—400 м в приповерхностный слой (10—25 м). Касанова [213] показал, что Abylopsis eschscholtzii и Lensia fowleri, хотя и встречались все время на поверхности, днем рассеивались по всей толще воды до глубины 700 м. Он не подтверждает наблюдений Пью для других видов и считает, что причиной расхождения результатов может быть разный тип сетей, которыми собирали материал.

Перемещения массовых групп колониальных студенистых организмов, например сальп, могут заметно способствовать удовлетворению пищевых потребностей батипелагических и бентосных животных. Вибе и др. [1425] обнаружили большое количество Salpa aspersa, которые в течение дня покрывали расстояние примерно в 800 м, — это одна из наиболее протяженных из отмеченных миграций.

Кавагути [681] отмечает, что быстро плавающие представители микронектонных рыб, например Tarletonbeania, Protomyctophum, Hygophum, Centrobrachus, Symbolophorus и Myctophum, поднимаются ночью в поверхностные слои, а днем охотятся в зоне 200—400 м. Рыбы из таких мезопелагических родов, как Diaphus, Diogenichthys, Benthosema, Lampanyctus и Gonostoma, редко поднимаются ночью выше 20—100 м.

Теперь рассмотрим более подробно механизмы суточных вертикальных миграций. Хотя обычно считается, что наиболее важным фактором может быть свет, пока еще точно не определено, каким образом свет оказывает влияние и до какой степени могут приниматься в расчет другие факторы. Одно из наиболее ранних предположений о механизме миграций выдвинул Лёб, который постулировал, что науплии Balanus при низкой освещенности движутся к свету, а при увеличении освещенности знак фототаксиса меняется и науплии уходят от яркого света. Таким образом он объяснял вертикальную миграцию фототаксисом с переменой знака. Позднее Лёб считал, что важную роль может играть также геотаксис, причем при слабой осве-

щенности или в темноте геотаксис отрицательный, вследствие че
на закате и ночью животные стремятся к поверхности. Парк
[1015], работавший с Labidocera, также полагал, что геотакс
имеет большое значение.

Наблюдая за планктоном, плавающим в столбе воды, сравн
тельно легко заметить, что животные начинают тонуть, как толь
прекращают плавательные движения, следовательно, чтобы удержи
ваться на выбранной глубине, они должны постоянно плыть ввер
Развивая это наблюдение, Эвальд [378], работавший с личинкам
Balanus, предположил, что вертикальные миграции можно объяснит
тем, что при слабом рассеянном свете личинки плывут постоянн
вверх, а при ярком свете плавательные движения подавляются
животные опускаются на большую глубину. Таким образом, постоян
но плывя вверх и затем пассивно погружаясь вниз, животные оста
ются днем на приблизительно постоянной глубине, а вечером под
нимаются к поверхности. Эвальд считал, что такие вертикальны
перемещения могут быть присущи довольно большому количеств
планктонных ракообразных. Этот тип поведения — особый случа
хорошо известного явления кинеза, при котором изменения интен
сивности ненаправленного стимула вызывают изменения скорост
движения.

Эвальд наблюдал, как незначительное усиление освещенност
вызывало временное увеличение скорости плавания. Таким образом
многие исследователи пытались объяснить перемещения планктона
на основании того что при низкой освещенности в результате быстрого плавания животные имеют тенденцию всплывать. Например, Уссинг [1376] полагает, что такие копеподы, как Calanus, нуждаются в постоянном фотокинетическом стимуле — низкой освещенности. Кушинг [299] приводит несколько случаев положительного кинетического влияния света на зоопланктон, хотя высокая освещенность может подавлять движения животных так же, как и внезапное усиление освещенности. В дальнейшем, наблюдая за поведением Temora и Pseudocalanus, которые концентрировались в трубах, он пришел к выводу, что фотокинез — важный фактор, влияющий на миграции зоопланктона [300]. В «зоне оптимума» скорость перемещения копепод минимальная; при освещенности выше и ниже оптимальной движения ускоряются. Кушинг считает, что, хотя кинез может играть роль в вертикальной миграции, другие реакции также имеют отношение к этому процессу. Даже если некоторые направленные движения, наблюдавшиеся в лабораторных опытах с зоопланктоном, являются артефактами, перемещения, включающие плавание вниз, — это, по-видимому, естественно ориентированные миграции.

Боден и Кампа [152], изучавшие положение звукорассеивающих слоев, пришли к выводу, что, за исключением тех районов, где наблюдался четко выраженный термоклин или слой дефицита кислорода, свет был фактором, влияющим на вертикальные перемещения. Расселл [1184, 1187], Кларк [239, 240], Мур [913, 915], Виноградов [1389], Лонгхерст [781] и другие планктонологи опубликовали данные о миграциях в связи с изменениями освещенности как в естест-

венных, так и в лабораторных условиях. По данным Богорова [156], Sagitta elegans занимает в Баренцевом море довольно определенный диапазон глубин, связанный с оптимальной освещенностью, однако при постоянной освещенности летом вертикальных миграций не происходит. Было бы интересно узнать, совершает ли этот вид какие-либо миграции во время коротких весеннего и осеннего сезонов, когда светлый дневной и темный ночной периоды чередуются. Богоров показал, что в эти времена года некоторые виды, обычно остающиеся на постоянной глубине в течение продолжительного лета или зимы, совершали вертикальные миграции. Вместе с этим в Белом море Sagitta elegans совершает миграции, которые обусловлены больше приливо-отливными течениями, чем изменениями освещенности. На основании лабораторных и полевых наблюдений Фоксон [422] пришел к выводу, что Hemimysis lamornae имеет отрицательный геотаксис, знак которого на свету меняется на обратный; у мизид заметна четкая тенденция плавать в темноте и оставаться на дне на свету.

Наблюдения за другими видами мизид показывают, что эти животные могут продолжать плавать или кормиться у дна при любой освещенности. Мохлин [874] отмечает у некоторых личиночных стадий Meganyctiphanes norvegica и Thysanoessa raschii заметную и быструю реакцию на изменения освещенности, когда яркое солнце закрывалось облаками, и цитирует Льюиса [768], который считает, что вертикальные миграции обусловлены освещенностью. Зоопланктон глубинных звукорассеивающих слоев, реагируя на освещенность, собирается в слоях, богатых пищей. Айзекс и др. [635] обнаружили зависимость между распределением организмов и прозрачностью — животные проводили меньше времени в верхних слоях и дольше оставались в зоне с низкой прозрачностью, обусловленной высокой биомассой фитопланктона.

Однако точно установить, каким образом световые стимулы влияют на животных, очень трудно. Выше уже отмечалось, что некоторую роль может играть фотокинез, но ориентированные фототаксисные перемещения присущи, по-видимому, многим зоопланктонным видам.

Нет, по-видимому, сомнений в том, что некоторые представители зоопланктона совершают истинные фототаксисные перемещения. Роуз [1171] считал, что большая часть зоопланктона имеет отрицательный фототаксис при ярком дневном свете, который действует на них у поверхности, но глубже при пониженной освещенности фототаксис становится положительным. В этом случае планктонных животных можно считать более или менее индифферентными к свету оптимальной интенсивности. Если такие животные перемещаются вверх и в зону повышающейся освещенности, они приобретают отрицательный фототаксис, при опускании в более глубокие слои знак фототаксиса меняется на противоположный и под его влиянием животные достигают обычной для них глубины обитания.

Одно из наиболее простых объяснений скапливания животных в зоне светового оптимума заключается в смене знака фототаксиса,

изменении освещенности. Спунер [1285] наблюдал, как различные виды зоопланктона двигались к источнику света или от него совершенно независимо от каких-либо изменений освещенности. Кларк [239, 240] считал, что именно скорость изменений освещенности, а не абсолютное ее значение вызывает миграции, это мнение разделяли также Джонсон [661] и Бэри [90]. Любое уменьшение освещенности обычно сообщает животному положительный фототаксис. В этой связи Джонсон [661] показал, что Acartia clausi обычно имела отрицательный фототаксис и при постоянной освещенности или при ее увеличении она оставалась фотонегативной; при уменьшении освещенности животные временно становились фотопозитивными. Вместе с тем Джонсон и Раймонт [662], изучавшие Centropages, не наблюдали миграцию от источника света ни при увеличении освещенности, ни при постоянных, но относительно высоких ее значениях. Многие исследователи (например, Эстерли, Кларк) предположили, что фактической реакцией является геотаксис и изменяющаяся освещенность скорее вызывает у животных геотаксис, чем фототаксис. Уменьшение освещенности вызывает перемещения, связанные с отрицательным геотаксисом, в то время как яркий свет или увеличивающаяся освещенность приводит к перемещениям, связанным с положительным геотаксисом, что обусловливает миграции, направленные вниз.

Отрицательный геотаксис в темноте, безусловно, должен быть полезным механизмом для удержания зоопланктона ночью в самых верхних слоях. Многие исследователи наблюдали суточные вертикальные миграции, когда в темноте зоопланктон покидал поверхность. Это, как его называют, «полуночное опускание» Расселл объяснял случайными перемещениями животных при отсутствии какого-либо светового стимула. Кушинг также считает, что полуночное опускание — обычное явление; согласно теории фотокинеза, движение при этом почти прекращается и животные могут тонуть. Когда планктон опускается и вертикальное распределение ночью более или менее равномерно, подъем к поверхности может произойти на рассвете или непосредственно перед ним. Этот «подъем на рассвете» рассматривается как реакция животных на свет при очень низкой рассветной освещенности — «планктон ищет оптимальные условия». В многочисленных исследованиях по планктону отмечаются полуночное опускание животных и их подъем на рассвете. Ночное опускание может до некоторой степени объясняться активной миграцией вниз. Если животные мигрируют к поверхности с больших глубин, где освещенность исключительно низка, освещенность на поверхности при ярком лунном свете может быть для них слишком высокой, и в период самого яркого лунного света они могут опускаться глубже. В то же время некоторые виды, по-видимому, образуют скопления на поверхности в темное время и не стремятся уйти вниз. Трудно предположить какой-либо иной стимул, кроме отрицательного геотаксиса, который вызывал бы столь резкое изменение распределения. С рассветом знак геотаксиса, разумеется, меняется или начинает преобладать отрицательная реакция на свет.

Многие исследователи пытались объяснить поведение зоопланктона на основании лабораторных опытов. Одна из проблем состоит в том, что результаты таких опытов всегда осложняются (иногда почти искажаются) тем, что в лабораторных условиях трудно содержать зоопланктонных животных в хорошем физиологическом состоянии. Помимо таких свойственных животным показателей, как возраст и принадлежность к определенному поколению, которые, по-видимому, заметно влияют на поведение, у перенесенных в лабораторные условия организмов, вероятно, не проявляются обычные реакции. Центр вертикального распределения какого-либо вида зоопланктона может находиться на определенной глубине, но при этом отдельные особи могут быть рассеяны по другим глубинам; таким образом, глубина, с которой ловятся животные для опытов, может повлиять на результаты.

К другим осложняющим факторам относится то, что входящие в состав зоопланктона виды могут адаптироваться к освещенности. Полевые опыты Расселла показали, что старшие особи Sagitta чувствительнее к свету рано утром, после продолжительного периода темноты; днем они адаптировались к более яркой освещенности. У Calanus также была заметна адаптация к увеличивающейся освещенности в дневные часы. Таким образом, в лабораторных опытах необходимо учитывать возможность адаптации [239, 661]. Часто также освещенность, используемая в опытах, чрезмерно высока и превосходит ту, при которой животные обитают в естественных условиях; планктонные животные нередко травмируются в результате скученности в экспериментальных сосудах. Таким образом, к результатам лабораторных исследований необходимо подходить критически. Оригинальные опыты Харди и Патона [552], в которых копеподы имели возможность плавать в замыкающихся камерах, находящихся в море, и последующие опыты Харди и Бейнбриджа [550] с непрерывным «колесом» открывают новый путь проведения экспериментов, лучше имитирующих естественные условия.

Различия в поведении в лабораторных и естественных условиях проиллюстрировал Шаллек [1227, 1228]. Acartia tonsa в рассеянном свете двигалась к поверхности на закате или в темноте, что, вероятно, связано с реакцией геотаксиса; с увеличением интенсивности рассеянного света она прекращала плавать и опускалась. Однако в лабораторных условиях при строго направленном свете Acartia имела очень сильный положительный фототаксис и постоянно плыла к источнику света. Одна из многих проблем, возникающих в ходе опытов, заключается в том, чтобы дать зоопланктону возможность питаться при более или менее естественных условиях. Вполне вероятно, что реакции зоопланктона на такие факторы окружающей среды, как свет, в значительной степени определяются количеством и, возможно, даже видом пищи, которую они потребляют.

Фоточувствительность зарегистрирована для некоторых Cnidaria; например, Nanomia, Halistemma rubrum и Forskalia edwardsii реагируют на яркий свет [803] и, хотя у сифонофоры Hippopus не было заметно скоординированной реакции, скопления животных на свету

могут указывать на ортокинез. Фототропная реакция у Anamalocera patersoni была сильнее выражена по утрам, чем по вечерам, и чувствительность зависела от пола [221]. Изменения освещенности слабо влияли на ориентацию самцов, но у самок положительная реакция при рассеянном свете была заметнее.

Большинство ранних работ, посвященных суточным вертикальным миграциям, касалось планктона, живущего ближе к поверхности, однако постепенно накапливались данные, с очевидностью показывающие, что такое поведение свойственно и более глубоководным животным. Исследования перемещения глубинных звукорассеивающих слоев в океанах показали, что по крайней мере некоторые из этих слоев состоят преимущественно из планктонных животных. При рассмотрении влияния света на миграции необходимо учесть изменения освещенности с глубиной. В т. 1 отмечалось, что даже в наиболее прозрачных тропических водах ниже максимальной глубины примерно 150 м света недостаточно для эффективного фотосинтеза [644, 645]. Свет, однако, проникает в море значительно глубже и может иметь большое значение для зрения и световых реакций животных вообще, независимо от процесса фотосинтеза (рис. 5.11).

Некоторые ранние наблюдения, проведенные с использованием фотографических пластинок, дают основания предполагать, что заметное количество света проникает на глубины, превышающие 500 м. Например, Меррей и Йорт обнаружили, что в океанических водах даже на глубинах 1000 м фотографические пластинки темнели, хотя на глубине 1700 м никакой реакции не происходило. Наблюдения из подводных аппаратов также показали, что очень небольшое количество света можно зафиксировать на глубине нескольких сотен метров. Биб [104] отметил, что полная темнота для человеческого глаза достигалась в бермудских водах на глубине 500—600 м. В то время практически не было известно, насколько люминесцентное свечение морских животных может влиять на общее распределение и количество света в глубинах океана.

Исследования Кларка и Вертгейма [247] и Кларка и Бакуса [243] дали информацию о проникновении света в глубинные воды и о роли там люминесцентного свечения. Наблюдения, выполненные с помощью специально сконструированного батифотометра, в котором были объединены глубиномер и фотоумножитель, способный регистрировать освещенность, составляющую 10^{-12} полной солнечной, показали, что прозрачность океанских вод на глубине от 100 до 600 м сравнительно однородна и довольно высока (см. рис. 5.11).

Кларк с соавторами показал, что на глубине, превышающей примерно 200—300 м, количество света, зарегистрированное батифотометром, подвержено относительно резким колебаниям. Считается, что это связано со вспышками люминесцентного света, испускаемыми морскими животными. На больших глубинах биолюминесцентного света, по-видимому, больше, чем проникающего туда дневного света. Дальнейшие наблюдения выявили, что этот световой фон в глубинных водах может быть до некоторой степени разделен на отдельные вспышки довольно высокой интенсивности. Такие вспышки могут

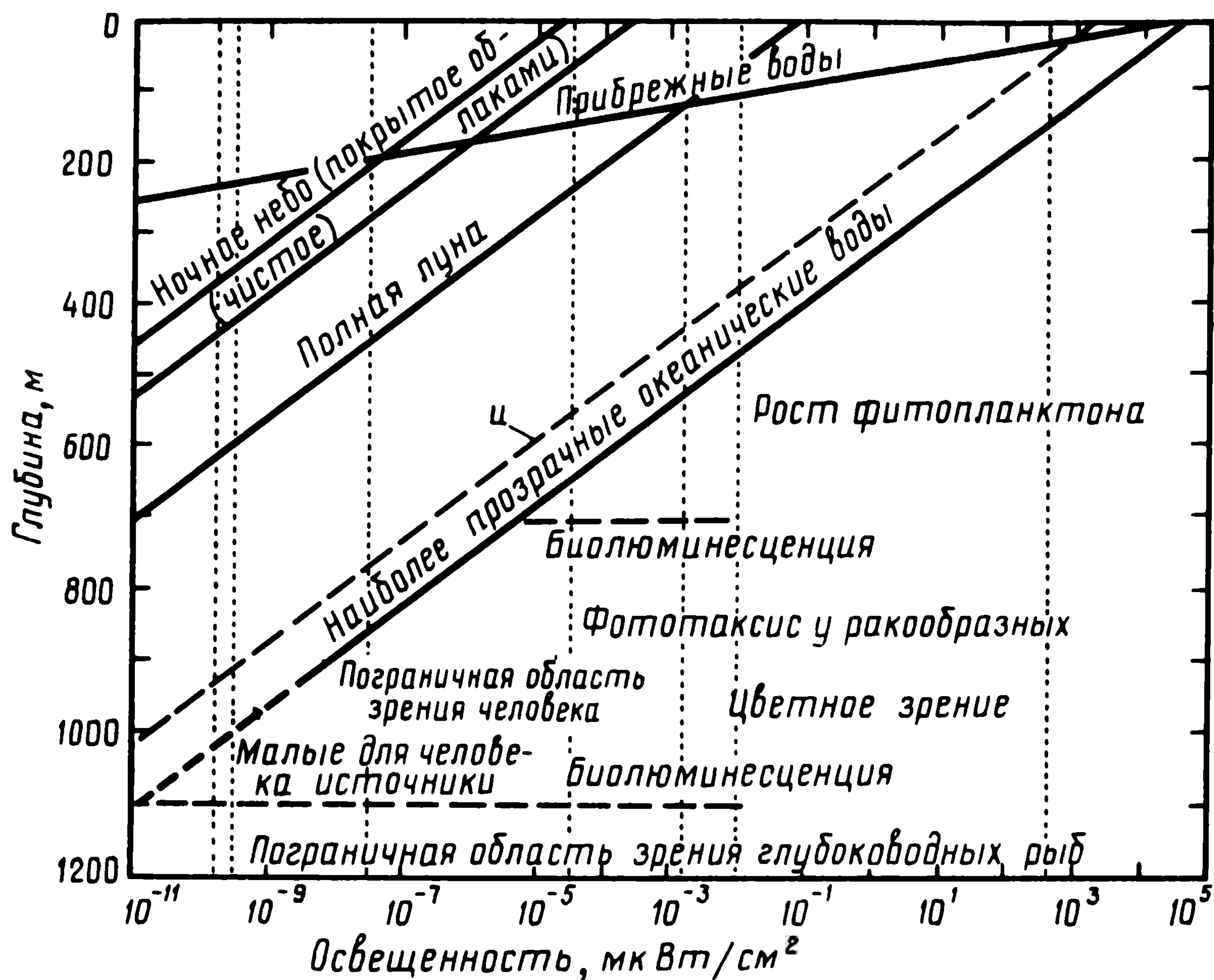


Рис. 5.11. Схема проникновения солнечного света в наиболее чистые океанские воды ($K=0{,}033$) и в чистые прибрежные воды ($K=0{,}15$) применительно к величинам минимальной освещенности, видимой человеком и некоторыми глубоководными рыбами. *и* — приблизительное количество направленного вверх рассеянного солнечного света [242]

наблюдаться и в относительно неглубоких водах и на значительных глубинах, по крайней мере до 400 м. Согласно наблюдениям в дневные часы, максимум в эвфотической зоне находился на глубине около 70 м, причем интенсивность вспышек на меньших глубинах была в действительности значительно выше, чем в более глубоких слоях, поскольку эти освещенности измерялись на фоне обычной дневной освещенности. На глубине около 300 м заметен еще один, меньший максимум, связанный, по-видимому, с организмами глубинного звукорассеивающего слоя, которые днем держатся приблизительно на этой глубине.

Проведенные ранее подводные наблюдения показали, что биолюминесценция может наблюдаться на всех глубинах, однако Кларк и др. указывают, что интенсивность биолюминесценции зависит от глубины и типа вод. К наиболее важным группам животных, вызывающих биолюминесцентное свечение, относятся Cnidaria, эвфаузииды (E. pacifica), мезопелагические декаподы (Oplophorus, Systellaspis, Sergestes), оболочники (Pyrosoma) и рыбы-миктофиды. Позднее Кларк и Хаббард [245] обнаружили, что, кроме относительно неглубокого слоя максимальной биолюминесценции, существовал еще один слой максимума на глубине около 900 м. Это особенно интересно потому, что примерно на этой глубине Ливитт зареги-

стрировал максимальную численность зоопланктона в данном океаническом районе. Кларк и Хаббард показали, что на больших глубинах вспышки имеют тенденцию к затуханию, однако им удалось сделать записи вспышек биолюминесценции на глубинах до 3750 м. Работая в менее глубоких водах у Сан-Диего, Кампа и Боден [671] смогли показать, что частота вспышек биолюминесценции явно изменяется в соответствии с суточными вертикальными миграциями глубинного звукорассеивающего слоя. Некоторые рыбы, кальмары и ракообразные имеют в фотофорах фильтрующий пигмент, который изменяет спектр излучения так, что он приближается к спектру дневного света [598]. Это позволяет животному изменять интенсивность биолюминесценции и перемещаться вверх или вниз в толще воды независимо от изменений окружающей освещенности. Однако, как уже отмечалось, многие организмы в своих перемещениях следуют за одной и той же изолюмой.

Зависимость миграции глубинного планктона от освещенности проанализирована Кларком и Бакусом [243]. В течение значительной части дня проводились наблюдения за перемещениями изолюм под действием изменений интенсивности падающего дневного света, одновременно определялся характер вертикальных миграций животных глубинного звукорассеивающего слоя. Животные, формирующие звукорассеивающий слой, перемещались днем в зависимости от изменяющейся освещенности, однако разделялись на две группы. В послеполуденное время эти группы, по-видимому, перемещались вверх быстрее, чем изменялась освещенность, и достигали слоев с освещенностью, которая в одном случае более чем в 100 раз превышала ту, при которой они находились в полдень.

Эти наблюдения позволяют предположить, что, хотя изменения освещенности влияют на миграции, оптимальная освещенность — не единственный фактор, определяющий вертикальные перемещения глубоководных животных звукорассеивающего слоя. Либо животные должны адаптироваться в течение дня к существенно различающимся значениям освещенности, либо скорость изменений освещенности может вызывать переключение животных на другие схемы поведения, в соответствии с которыми во второй половине дня они перемещаются в зону с более высокой освещенностью. Бэри [90] считает, что организмы перемещаются в зависимости от скорости изменений окружающей освещенности, а не от оптимальной освещенности. Он обнаружил линейную зависимость между глубиной дневного положения звукорассеивающего слоя и скоростью миграции организмов. В чистых океанских водах они перемещаются быстрее, чем в замутненных прибрежных.

Эстерли [375, 376] предполагал, что вертикальные миграции контролируются внутренними ритмами поведения животных. Это может продолжаться до некоторой степени даже при постоянных условиях, например в темноте. Он выявил такой характер поведения у Acartia tonsa, A. clausi и некоторых представителей рода Calanus. Позднее Харрис [555] высказал возможность существования эндогенного временнóго управления вертикальными перемещениями Calanus fin-

marchicus. Хотя эксперименты не подтвердили такого поведения у копепод, результаты опытов с пресноводной кладоцерой Daphnia magna оказались более убедительными. Инрайт и Хамнер [369] исследовали поведение различных представителей зоопланктона, включая копепод, амфипод, мизид, декапод, медуз, щетинкочелюстных и личинок моллюсков в аквариуме в условиях чередования светлого и темного времени в течение трех дней, после чего животные два дня находились при постоянном тусклом освещении. Положительные миграции наблюдались только у ракообразных, которые по-разному реагировали на последующее освещение. Авторы попытались классифицировать весь спектр поведения животных.

У амфиподы Nototropis хорошо заметен циркадный ритм, на который накладывались изменения, связанные с циклом освещения, в то время как у некоторых копепод, например Acartia spp., при прекращении освещения проявлялась слабая ритмичность поведения. В лабораторных опытах с тремя видам копепод-понтеллид Шампальбер [220] показала существование четкого циркадного ритма, контролируемого освещенностью, на который накладывались также изменения давления, приводившие к усилению или ослаблению плавательной активности. Гидростатическое давление рассматривалось как фактор, синхронизирующей циркадные ритмы. Перуева [1039] наблюдала у IV копеподитной стадии Calanus glacialis два пика пищевой активности, совпадающие с фазами прилива и не связанные с вертикальными миграциями.

Установлено, что высокая температура обычно вызывает или усиливает отрицательный фототаксис; низкая температура вызывает у животных положительный фототаксис. Роуз [117] считал, что температура 20°С имеет большое значение для возникновения отрицательного фототаксиса. Несмотря на то что известны достоверные случаи вертикальных миграций через термоклин [375], есть примеры, подобные описанным Никитиным, что температурный барьер может влиять на вертикальное распределение планктона. Фарран [380] также предполагал, что направленные вверх миграции Metridia в море южнее Ирландии в один год ограничивались высокой температурой верхних слоев. Хансен [1951], работавший летом в Осло-фьорде, отмечал заметный слой скачка на глубине приблизительно 10 м, в котором температура снижалась почти на 10°С и значительно возрастала соленость. В то время как некоторые копеподы (например, самки Calanus, Centropages hamatus) днем находились в основном между слоем скачка и поверхностью, а ночью поднимались к поверхности, другие (самцы Calanus, Temora longicornis) оставались в слое скачка или вблизи него в течение суток. Еще одна группа видов (самки Pseudocalanus, Sagitta, Meganyctiphanes) днем держалась в основном ниже слоя скачка и, хотя ночью двигалась вверх, к слою скачка, его не пересекала. Движение вверх ограничивалось относительно высокой температурой на поверхности. Вместе с тем Банзе [75] наблюдал у Temora longicornis и Centropages hamatus в стратифицированных неглубоких водах вблизи Киля только очень слабые вертикальные перемещения. Эти и другие копеподы (Pseudocalanus, Oithona) кон-

центрировались в узком диапазоне глубин, но четкой миграции, связанной с перемещениями изолюм, не наблюдалось; дневное и ночное вертикальное распределение было сходным. Банзе считает, что изменения вертикального распределения зоопланктона были связаны в основном с перемещениями слоев воды.

Однако лабораторные опыты Хардера [545, 546] показали, что некоторые зоопланктонные животные, например кладоцеры и копеподы, активно ищут слой скачка (термо- или галоклин), когда их освещают сверху или оставляют в темноте. Эти животные, вероятно, реагируют на плотность среды. Хотя было показано, что вертикальное распределение личинок полихет, мизид и щетинкочелюстных не зависит от слоев скачка, а такие формы, как икра рыб и медузы, могут скапливаться в пограничном слое абсолютно пассивно в соответствии с их удельным весом, Хардер считает, что несколько видов копепод (Acartia, Pseudocalanus, Centropages, Temora) мигрируют в слой скачка. Они достаточно чувствительны, чтобы реагировать на изменения солености в 0,2 $^{0}/_{00}$.

В более удаленных от берега водах такие градиенты солености вряд ли встречаются, однако изменения температуры могут быть достаточными, чтобы изменить характер суточных вертикальных миграций. Например, Богоров [157] на основании результатов Виноградова предполагает, что в дальневосточных водах холодный промежуточный слой оказывает влияние на суточные миграции. Большинство представителей зоопланктона перемещаются по вертикали лишь в поверхностном слое, до глубины примерно 25—50 м. Metridia pacifica, однако, не ограничена холодным подповерхностным слоем и мигрировала через него до дневной глубины приблизительно 500 м. Хотя многие виды зоопланктона почти не зависят от температуры, для некоторых форм могут быть важны и температура, и освещенность [914, 915, 916]. Вероятно, первым это отметил Кларк [240] в своей ранней работе о миграциях двух видов копепод в заливе Мэн. Calanus мигрировал с глубины прямо к поверхности и при этом пересекал заметный термоклин, тогда как Metridia, хотя и совершала заметные вертикальные миграции, по-видимому, не поднималась выше слоя скачка. Энджел [27, 30] предполагал, что многие виды могут избегать смены направления течений, которая часто наблюдается в слое скачка.

Мохлин и Фишер [874] приводят мнения разных ученых, считающих, что термоклин может играть роль барьера для определенных мигрирующих животных или изменять скорость их подъема и опускания. Мохлин, однако, не обнаружил, что термоклин тормозит перемещения Meganyctiphanes norvegica или Thysanoessa raschii в районе Ферт-оф-Клайда, и цитирует Лакруа (1961), который отмечал, что резкий термоклин заставляет T. raschii и T. inermis подниматься через зону термоклина медленнее и опускаться быстрее. Рудяков [1176] установил, что плавательная активность минимальна в зоне оптимальной температуры и увеличивается по обе ее стороны так, что резкое падение температуры в слое термоклина заставляет животных плыть быстрее до тех пор, пока они не акклиматизируются, после чего их скорость снижается. Роже [1165], изучавший миграции эвфаузиид

в тропических районах южной части Тихого океана, показал, что даже очень мощный термоклин оказывает незначительное влияние на амплитуду миграций. Мораиту-Апостолопулу [920] предполагает, что в неглубоких водах Эгейского моря холодолюбивые копеподы с наступлением осени становятся значительно более активными в своих вертикальных миграциях. Haloptilus longicornis и Pleuromamma gracilis — два вида, многочисленные летом в верхнем 200-метровом слое днем и способные подниматься до 50 м ночью; эти виды, а также Calanus minor и C. tenuicornis (дневная глубина обитания 50—100 м) в более холодные ночи поднимаются к поверхности. Свет, возможно, — главный фактор, регулирующий суточные миграции в верхних слоях, особенно в тропических районах, в то время как температура может играть важную роль на больших глубинах [1367].

Что касается личинок рыб, то температура оказывает на них, по-видимому, большее влияние, чем давление. Петерсен и др. [1044] обнаружили более высокую численность взрослых особей Merluccius productus, Leuroglossus sp. и Bathylagus sp. в термоклине и ниже, где они обитали при более низких температурах, чем их личинки в самых верхних слоях.

Большинство данных о влиянии на животных содержания кислорода и гидростатического давления было получено в лабораторных опытах, однако Бринтон [188] в своем исследовании эвфаузиид из экваториальных районов Тихого океана отчетливо показал, что содержание кислорода ограничивает положение и вертикальные перемещения определенных видов. Euphausia distinguenda, E. diomedeae и Nematoscelis gracilis интенсивно мигрируют, причем дневная глубина их обитания находится в зоне дефицита кислорода. Три мезопелагических вида рода Thysanopoda — T. orientalis, T. pectinata и T. monacantha — распространены в водах с высоким содержанием кислорода (2 мл O_2/л), но не выносят районов, где содержание кислорода составляет менее 0,1 мл O_2/л. Лонгхерст [778] отмечал, что основные мигрирующие виды, обитающие в обедненных кислородом слоях глубже 150 м в районе Калифорнийского течения, например Euphausia eximia, Pleuromamma abdominalis и некоторые миктофиды, могли приспосабливаться к самым разным величинам концентрации кислорода (от менее 0,5 до 5,0 мл O_2/л). Он указывает, что несколько видов копепод, например Calanus helgolandicus (Калифорнийское течение), C. finmarchicus (Черное море)* и Pleuromamma indica (Аравийское море), переносят низкое содержание кислорода либо в состоянии покоя в течение длительного времени, либо в течение короткого времени, но совершая вертикальные миграции. Интересно, что два эпипланктонных вида Pleuromamma чувствительны к низкому содержанию кислорода.

Некоторые планктонные виды, обитающие у самого берега в зоне прибоя, чувствительны к изменениям давления и действию волн, которые потом накладываются на суточный ритм, заставляя животных подниматься из песка при наступлении прилива [965]. По мнению

---

* По-видимому, имеются в виду C. pacificus в Калифорнийском течении и C. helgolandicus в Черном море. — *Прим. ред.*

Макдональда [795], животные по-разному реагируют на давление. Он считает, что у мезопелагических животных это может стимулировать вертикальные миграции. У глубоководного вида Gigantocypris mulleri при давлении свыше 200 ат плавательная активность постепенно восстанавливалась, хотя у Conchoecia sp. после такого же воздействия плавательные функции не восстанавливались. Потребление кислорода декаподой Systellaspis debilis с увеличением давления возрастало, а у Acanthephyra pelagica активизировалось движение плеопод при увеличении давления со скоростью 50 ат за 5 мин до максимального значения 200 ат. Шампальбер [220] также отмечала увеличение плавательной активности при повышении давления и соответствующее ее снижение после декомпрессии (или при снижении давления). Тил и Кэри [1317] показали, что повышение давления при обычных для животных температурах не приводит к увеличению расходов на дыхание и, следовательно, не ограничивает миграцию эвфаузиид (см. гл. 6). Сходным образом повышение давления до 136 ат не влияло на скорость обмена кальмаров (Histioteuthis heteropsis), хотя при уменьшении количества доступного кислорода его потребление снижалось [113]. Другие исследователи также отмечают, что увеличение давления не отражается на скорости обмена ракообразных [1030, 1084] и птеропод [1274]. Однако у мигрирующего мезопелагического вида Gaussia princeps скорость обмена изменялась даже при относительно низких давлениях, хотя это могло быть результатом влияния температуры на глубине дневного обитания [233]. Более подробно влияние давления и температуры на метаболическую активность рассмотрено в гл. 6.

Остановимся теперь на скорости, с которой мигрирующие животные поднимаются или опускаются. Многие исследователи, оценивая скорость пассивного погружения планктонных животных, предполагали, что она может играть роль в миграционных перемещениях. Оствальд, а также Эйден [379] установили, что изменения вязкости воды, обусловленные суточными изменениями температуры, заставляют животных днем погружаться глубже. Учитывая, что суточные изменения температуры в море охватывают лишь очень небольшие слои, можно с уверенностью утверждать, что изменения вязкости морской воды слишком незначительны. Эйден попытался объяснить вертикальные перемещения пресноводной кладоцеры Daphnia pulex отчасти тем, что ночью животные питаются в верхних слоях фитопланктоном, а избыточная масса вызывает увеличение их плотности, вследствие чего они погружаются в более глубокие слои.

Механизмы поддержания плавучести, включая те, которые используются животными для компенсации изменения атмосферного давления, безусловно, изменяют скорость их погружения. Гилпин-Браун [1972] считает, что у некоторых головоногих моллюсков нейтральная плавучесть достигается благодаря заполненным жидкостью камерам в раковине, а, по мнению Биггса [77], сифонофоры Physonectae могут регулировать плавучесть путем изменения количества газа в пневматофорах. Это подтверждает и Пикуэлл [1967]. Дентон и Шоу [1962] показали, что многие студенистые планктонные животные имеют нейтральную плавучесть. Проведенные позднее наблюдения Биггса

[1976] выявили ионный или биохимический механизм регуляции состава жидкостей тела у сифонофоры Rosacea cymbiformis, который, возможно, помогает этому медленно плавающему организму совершать вертикальные миграции. Опыты Хамнера, на которые ссылается Пью [1081], показали, что некоторые медузы могут регулировать свой удельный вес, если их помещать в морскую воду разной плотности, достигая таким образом нейтральной плавучести. Остракода Gigantocypris mulleri регулирует плавучесть путем ионной регуляции, а некоторые организмы могут поддерживать ее выделением слизи.

Рудяков [1175] предполагает, что у Cypridina sinuosa изменения плотности, вызываемые физиологическим состоянием, ускоряют или замедляют скорость погружения; недавно перелинявшие особи погружаются со скоростью, как минимум, вдвое меньшей, чем имеющие большую плотность самки, несущие яйца. Опыты Гудея и Могилевского [497] показали, что и анестезированные, и находящиеся в нормальном состоянии особи Conchoecia погружались с одинаковой скоростью. Здесь также явно проявлялись различия в плотности: животные с полным кишечником или большим количеством яиц погружались быстрее. Большинство видов в нормальном состоянии способно контролировать скорость погружения путем ориентации тела; предполагается зависимость между способностью контролировать способ погружения (C. imbricata) или редко наблюдаемой ориентацией (C. haddoni) и амплитудой вертикальных миграций — у первого вида она составляет около 500 м, в то время как второй вообще не мигрирует [1179]. Дальнейшие доказательства того, что перемещение животных по вертикали связано с изменениями скорости их движения, уравновешивающей скорость их пассивного погружения, определяемую удельным весом, приводят Рудяков [1177] и Рудяков и Воронина [1181] для некоторых копепод и Омори [993] для декаподы Sergia lucens. Рудяков [1178] расчетным путем оценил скорость погружения Cypridina sinuosa, указав, что движение вниз замедляется вспышками двигательной активности. Эйнджел [29] полагает, что для ускорения своего движения Conchoecia spinirostris должна использовать конечности. В общем, остракоды мигрируют на более короткое расстояние и имеют большую скорость погружения, чем копеподы. В табл. 5.2 приведены скорости опускания и активного движения, полученные путем киносъемки. Во время коротких фаз активности скорость опускания достигает 10 см/с, т. е. больше, чем у любой хищной рыбы, хотя это — следствие движения типа «прыжок — остановка» [1399]. Labidocera trispinosa плавает со скоростью, примерно равной 2—9 см/с, которая сохраняется в течение четверти секунды.

При рассмотрении интенсивных вертикальных миграций, например совершаемых эвфаузиидами, скорость плавания имеет большое значение. Харди и Гюнтер [551] считали, что при миграциях таких антарктических видов, как Euphausia triacantha и Euphausia frigida, которые, по-видимому, поднимаются на расстояние примерно 200 м приблизительно за 2 ч, перемещению к поверхности, возможно, способствуют некоторые изменения плотности. Определение скорости движения зоопланктонных животных в естественных условиях связано со значи-

Таблица 5.2. Скорости активного плавания и пассивного погружения планктонных ракообразных (в мм/с) [1447]

Параметры	Euchirella rostrata	Pleuromamma xiphias	Candacia pachydactyla + C. athiopica	Euchaeta marina	Conchoecia atlantica	Conchoecia concentrica	Cypridina sinuosa + C. acuminata
Длина раковины или цефалоторакса, мм	2,6	3,0	2,0	2,2	3,6	1,8	1,7
Скорость погружения							
число измерений	10	40	30	10	15	8	20
средняя скорость	10,4	6,0	5,3	5,4	34,6	18,1	17,7
число скачков	63	994	118	378	26	368	1093
продолжительность активной фазы	0,23	0,18	0,35	0,29	0,09	0,19	0,28
Максимальная скорость	174,0	155,2	94,0	22,2	128,8	120,0	82,0

тельными трудностями. Наблюдения за животными, плавающими в трубках с морской водой, часто осложняются их неестественным поведением. Для подобных экспериментов Харди и Бэйнбридж [550] использовали оригинальное «колесо», в котором зоопланктонные животные плавали непрерывно, как бы в бесконечной трубе. По их данным, скорость движения некоторых зоопланктонных животных довольно значительна: Calanus может двигаться вверх со скоростью примерно 15 м/ч; у Centropages скорость почти вдвое выше; у мелкой копеподы Acartia она достигает 9 м/ч; у эвфаузииды Meganyctiphanes norvegica — превышает 90 м/ч. С такой скоростью животные могут двигаться в течение часа. Харди и Бейнбридж также показали, что в течение коротких рывков скорость всплытия и погружения может быть значительно выше. Так, в течение 2 мин Calanus плыл вниз со скоростью свыше 100 м/ч, Euchaeta — 135 м/ч, а Meganyctiphanes и пелагическая полихета Tomopteris — свыше 200 м/ч.

Под действием яркого света большинство исследованных планктонных животных продолжали плыть равномерно, хотя такие виды, как Acartia clausi, совершали быстрые зигзагообразные движения. Таким образом, представляется, что скорость плавания планктонных животных в случае, когда у них имеется стимул к миграции, прежде недооценивалась. Харди и Бейнбридж считают, что развиваемая зоопланктоном скорость и продолжительность плавания вполне позволяют им совершать протяженные вертикальные миграции. Инрайт [366] в ходе полевых наблюдений вблизи Ла-Хольи (пробы отбирались с послеполуденного времени до наступления сумерек через каждые полчаса) показал, что скорость Metridia pacifica при движении вверх может достигать 30—90 м/ч (или 3,5—10 длин тела в секунду), при этом она мигрирует с глубины свыше 150 м к поверхности. Такая скорость могла поддерживаться в течение по меньшей мере часа; последние мигрирующие животные, по-видимому, ускоренно поднимались с глубины 150 м к поверхности. Пирр [1031] описывал быстрые и спорадические перемещения Sagitta elegans в направлении увеличения концентрации пищи

зимой; Нагасава и Марумо [953] сообщали о сходном поведении у S. nagae. Инрайт [367] предположил, что копеподы, которых он изучал, могут максимизировать приток энергии, достигая скоплений фитопланктона в то время, когда он запасает максимум продуктов фотосинтеза. По данным из работ Виноградова [1389а] и Кларка он рассчитал скорости плавания для Metridia pacifica (19 м/ч) и M. lucens (50—60 м/ч), которые согласуются с оценками Харди и Бейнбриджа [550]. Кстати, последние оценки могут быть даже занижены, по-видимому, из-за отсутствия у животных стимула к движению. Выше уже упоминалась амплитуда суточных изменений вертикального распределения у некоторых амфипод. Семенова [1244] описывает вертикальное распределение Parathemisto japonica; у самок из размерной группы 10—14 мм скорость подъема составляла приблизительно 67 м/ч, у самцов — 54 м/ч при амплитуде миграций около 350 м. Более мелкие особи (длиной свыше 5 мм) вначале поднимались быстро, затем их движение замедлялось; опускание происходило со средней скоростью 43 м/ч. Особи мельче 5 мм оставались в верхних 60 м, вертикальные перемещения у них были слабо выражены. Журавлев и Нейман [1461], наблюдавшие этот вид в аквариуме, показали, что он ускорял опускание путем втягивания конечностей, что придавало телу более обтекаемую форму.

При полевых исследованиях с использованием вертикальных ловов через регулярные промежутки времени или путем регистрации звукорассеивающих слоев полученные данные необходимо сопоставлять со средним расстоянием, которое преодолевают популяции животных, и со средней скоростью погружения. У некоторых исследователей эти параметры и результаты опытов неплохо согласуются. Так, по данным Кляшторина и Кузьмичевой (1975), рассчитанные и наблюдаемые скорости Neomysis mirabilis совпадают, а скорость направленной вниз миграции Sergia lucens (6,2 м/ч для зоэа, 108 м/ч для взрослых особей), по Омори [993], почти соответствует средней скорости погружения только что умерщвленных креветок (см. также [497, 1177]). Хотя эти данные могут оказаться очень полезными для изучения энергетики мигрирующих животных, к результатам опытов всегда необходимо подходить критически. В небольших замкнутых пространствах животные не испытывают ни изменений температуры и давления и, следовательно, вязкости среды обитания, ни стимулов от присутствия пищи или скоплений организмов. Рудяков и Воронина [1181] признают, что наблюдаемое в море Скотия поведение Metridia gerlachei не воссоздавалось в лабораторных опытах, где максимальная скорость опускания копепод (36 м/ч) превышала скорость их пассивного погружения; они предполагают, что это объясняется отсутствием сколько-нибудь заметных изменений температуры и давления. Более того, неизвестно, до какой степени анестезия может парализовать рецепторные механизмы животных и изолировать их таким образом, например, от зрительных и химических стимулов.

Исследования с использованием фотографии типа выполненных Заикиным и Рудяковым [1447] могут быть наиболее полезны для регистрации скорости движения животных. Они снимали копепод на

пленку и затем измеряли скорость пассивного погружения анестезированных животных. Оказалось, что миграции происходят со средней скоростью, а быстрое движение наблюдается только при реакции бегства. Заикин и Рудяков подчеркнули также, что нельзя отождествлять скорости движения отдельных особей со скоростями миграций, поскольку при высокой концентрации животных их активность может увеличиваться. Хаури и Вейс [567] описали экономную в отношении расхода энергии плавательную активность некоторых представителей зоопланктона с отрицательной плавучестью и показали с помощью уравнений, что получаемый таким образом энергетический выигрыш зависит от сопротивления и скоростей плавания и пассивного погружения. В ходе экспериментов с использованием аквалангов наблюдения in situ можно было сравнить с лабораторными измерениями. Мейдин [817, 818] показал, что в полевых условиях Salpa maxima и S. cylindrica плавают со средней скоростью 9 м/мин, а S. fusiformis в лабораторных условиях — 1,2—3 м/мин. Он предположил, что при использовании энергосберегающего метода реактивного движения сальпы могут двигаться непрерывно: вода входит с переднего конца, проходит через фильтрующий аппарат и выбрасывается наружу, что позволяет сальпам совмещать функции движения с функциями питания (см. гл. 6). Большая амплитуда миграций (до 800 м) и огромная численность сальп, образующих иногда скопления, оказывают большое влияние на экосистему, в которой до 90% суммарной биомассы зоопланктона уходит днем из верхнего 500-метрового слоя, а продукция, содержащаяся в фекальных комках, переносимых в глубинные слои, оценивается равной 12 мг С/($м^2$· сут) [1425]. Другой пример экономии энергии приводит Барэм [70], который полагает, что миктофиды могут использовать для движения в вертикальной плоскости токи воды, выходящей из жаберных щелей при дыхании в результате ритмических пульсирующих движений жаберных крышек. Скорость подъема может значительно колебаться даже у видов одного рода; в Атлантическом океане Роу [1161], анализируя 24-часовую серию ловов на 250 м, показал, что Nematoscelis microps достигали поверхности позже и уходили раньше, чем N. tenella, хотя мигрировали на более короткое расстояние.

Существует много противоречащих друг другу теорий, касающихся оценки количества энергии, необходимой для перемещения по вертикали. Безусловно, преимущества, которые получают животные, поднимаясь в зону с оптимальной концентрацией пищи или погружаясь для снижения интенсивности обмена при более низких температурах, должны давать им энергетический выигрыш. Первоначальные расчеты давали завышенные результаты и, вероятно, основывались на предполагаемой постоянно высокой скорости плавания, которая достигается только при скачкообразных движениях или при ускорении в начале или в конце направленной вверх миграции. Так, Островская, используя данные Петипа [1046], рассчитала, что энергетические потребности ракообразных для поддержания скорости 15 см/с в 10—100 раз превышают стандартный обмен. Клюшторин [693] указал на ошибочность такого подхода и предположил, что у двух исследованных видов

:опепод (Calanus finmarchicus и Metridia longa) скорость во время ıиграции вверх не превышает 1—3 см/с, в то время как скорость ›вфаузиид составляет примерно 5—6 см/с (180—220 м/ч). Он указы-ıает, что потребность в дополнительной энергии относительно невелика ı не превышает 20—40% стандартного обмена. Это подтверждается ›олее ранним сообщением Кляшторина и Яржомбека [694], которые ›ассчитали энергетические потребности животных по результатам ›пределений скорости дыхания. По наблюдениям Кляшторина и Кузь-ıичевой (1975), Neomysis mirabilis двигались со скоростью 8—10 см/с. Ądля животного массой 10 мг такая скорость требует увеличения нтенсивности обмена в 1,5 раза по сравнению с основным обменом, то соответствовало результатам расчетов. Уравнение энергетического ›аланса, связывающее морфофизиологические данные с экологической ›бстановкой и условиями миграции, выведено Цейтлиным [1369], ко-орый установил, что для движения с оптимальной скоростью необ-.одимы затраты энергии, в 2—3 раза превышающие основной обмен, — то составляет около 35% расходуемой за день энергии.

Очевидно, что потребность в пище играет важную роль в реакциях ıюбого животного, и многие планктонологи считают, что она стиму-ирует начало миграции. Арашкевич [37] интересно описала питание :ypridina sinuosa, связанное с подъемом и опусканием. В начале мигра-ıии вверх, приблизительно в 15—17 ч, остракоды выделяют фекалии ı кишечник опорожняется. Они питаются во время подъема и остаются самом верхнем слое до 1—3 ч ночи. Когда кишечник наполнится риблизительно на 50—60%, начинается опускание, а питание продол-каеться. По мере наполнения кишечника он сильно раздувается, что риводит к увеличению плотности тела. Переваривание происходит ,нем, когда средний слой клеток паренхимы наполняется жиром, результате чего масса тела уменьшается, а плавучесть увеличивается. Ądля Parathemisto japonica в разных районах Охотского моря характер-ы два типа поведения: на мелководье (глубина 75 м) миграция незна-ительна, а над более глубокими районами (глубина 800 м) максималь-ые уловы этих амфипод, в основном с полными желудками, наблю-,ались в 21 ч и затем в 3 ч на глубине 50 м [1461]. В ночных ловах, зятых в другое время, попадалось меньше животных и с почти пусты-ıи желудками. Интересно, что такое же поведение наблюдалось и у итающихся ими лососевых.

Хотя некоторые микронектонные рыбы не мигрируют, Кавагути 681] показал, что в Тихом океане в зоне Куросио Cyclothone и Steno-rachius ночью иногда встречались в верхних слоях, очевидно, во вре-ıя преследования мигрирующей добычи. Нагасава и Марумо [953] оказали, что распределение Sagitta nagae повторяет распределение ее сновной жертвы Calanus pacificus. Суточные изменения активности итания связаны, по-видимому, с вертикальными перемещениями. Īакас и Борер [813] исследовали скорость питания планктонных астительноядных животных in situ методом флуоресцентного анали-а. Они предположили, что сытые Metridia lucens быстро опускаются, тепень наполнения их кишечников постепенно увеличивается, дости-ая максимума перед рассветом. Макларен [810], Самеото [1212] и

другие отмечали совпадение периодов питания с высокими значениями биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла; это согласуется с теорией, предложенной Инрайтом [367].

Существует зависимость между биохимическим составом и вертикальным распределением зоопланктона. Хотя этот вопрос полностью рассмотрен в гл. 7, здесь можно отметить, что временные изменения содержания органических компонентов, особенно жиров, часто связаны с миграционными перемещениями. Дональдсон [345, 346], исследовавший распределение сергестид, показал, что виды с большой амплитудой миграций содержат больше белка и меньше жиров, и наоборот. Это, по-видимому, объясняется более развитой мускулатурой и, следовательно, лучшей способностью к плаванию. Сходным образом содержание восковых эфиров у некоторых видов декапод (например, Acanthephyra purpurea) связано со скоростью, с которой животные биосинтезируют эти жиры, и может зависеть от физиологических потребностей [1221]. В результате жирные кислоты могут быстро превращаться в восковые эфиры, что позволяет регулировать плавучесть. Омори [993] считает, что эта способность может быть эволюционным приспособлением к миграционному поведению. Многие исследователи придерживаются мнения, что жиры могут замещать обладающие нейтральной плавучестью тканевые жидкости [234]. Печень глубоководного кальмара Bathyteuthis состоит из двух наполненных жиром камер, которые могут действовать как поплавки; хотя этот вид не мигрирует, возможно, сходный аппарат есть и у других головоногих. Ли [752] отметил, что у Calanus hyperboreus соотношение между содержанием жирных кислот и восковых эфиров зависит от того, где обитают животные — на глубине или у поверхности. Гаттен и Сарджент [464], отмечая сезонные изменения содержания липидной фракции, показали, что в начале лета у активно питавшегося ночью в поверхностных слоях Calanus finmarchicus скорость биосинтеза восковых эфиров была выше, чем у глубже живущих каляноид. Последние характеризовались более высоким содержанием жиров и менее активным биосинтезом восковых эфиров.

Поскольку в миграциях различных типов участвует так много видов планктонных животных, не удивительно, что планктонологи пытаются разобраться в причинах этого сложного, но обычного типа поведения. Очевидно, оно должно давать виду некоторое общее преимущество и вряд ли это просто отражение механизма ориентации по глубине под действием света и силы тяжести [555], хотя такие факторы могут влиять на поведение животных. Известно, что на зоопланктонных животных отрицательно влияет интенсивное освещение и они предположительно в норме не могут оставаться у поверхности в дневные часы. Однако движение к поверхности, в зону, наиболее плотно заселенную фитопланктоном, может быть важным для выживания, поскольку ночью в верхних слоях животные интенсивно питаются. Днем они должны уходить от неблагоприятного влияния света. Роль других, помимо света, факторов в самых верхних слоях остается неясной.

Харди на основании результатов работ в Антарктике и Северном море предположил, что очень плотные «пятна» фитопланктона небла-

гоприятны для зоопланктона, вследствие чего животные не могут долго возле них оставаться. Возможно, при активном фотосинтезе образуются вредные для животных продукты обмена, хотя результаты Бейнбриджа этого не подтверждают. Харди [549] предложил более общую теорию суточных вертикальных миграций. Он отметил, что почти во всех морях в самых верхних слоях течения движутся с большей скоростью и часто даже в другом направлении, чем в нижележащих слоях. Таким образом, регулярные перемещения планктона между слоями позволяют животным перемещаться ночью в верхние слои на бóльшие расстояния, чем днем. Популяция планктона может быть распространена на значительно большей площади океана, чем если бы она непрерывно переносилась в пределах одной водной массы. В результате случайного дрейфа с водными массами, движущимися с разной скоростью, зоопланктон способен заселить очень широкую акваторию океана.

Эванс [577] разработал математическую модель взаимодействия течений, меняющих направление с глубиной, с экосистемой биогенные вещества — фитопланктон — фитофаги с учетом возможного образования «пятен» в результате вертикальных перемещений планктона. Поскольку горизонтальные течения в море на разных глубинах могут различаться, биогенные вещества и фитопланктон способны перемещаться в результате движения воды, в то время как зоопланктон может двигаться по вертикали и таким образом оставаться в районе с оптимальными условиями. На рис. 5.12 показаны три слоя и резервуар — источник биогенных веществ, где животные могут находиться в дневное время. При подъеме мигранты попадают в определенный слой, где для них имеется пища в требуемой концентрации, затем в ответ на определенные стимулы, например увеличение освещенности или заполнение кишечника́, они возвращаются в резервуар. Если животные адаптировались к суточным миграциям, их популяция может оставаться в благоприятном месте, используя систему течений. Реакция на свет и взаимодействие с течениями могут удерживать организмы глубинного звукорассеивающего слоя в районах с высокой биомассой фитопланктона [635].

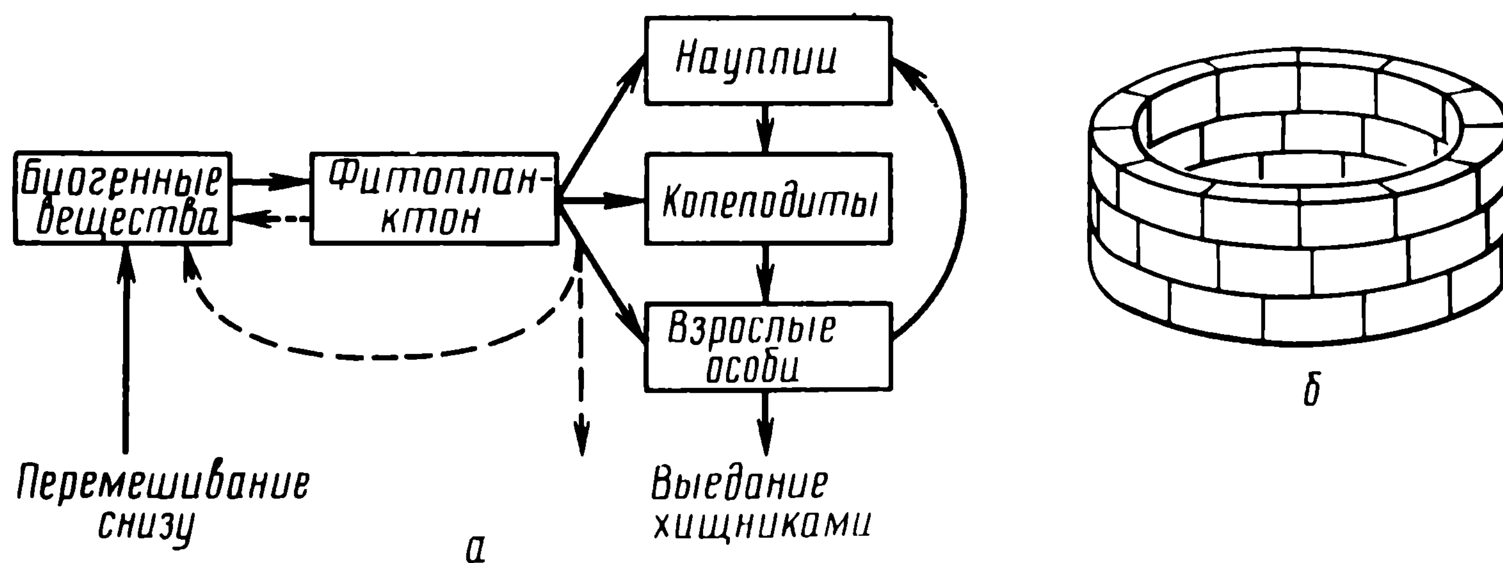


Рис. 5.12. Модель изменений по вертикали условий обитания планктонного сообщества:

а — биологические взаимодействия; *б* — физическое обоснование. Потери растворимого и нерастворимого вещества в процессе потребления, показанные пунктирными линиями для взрослых особей, происходят также у более молодых групп [377]

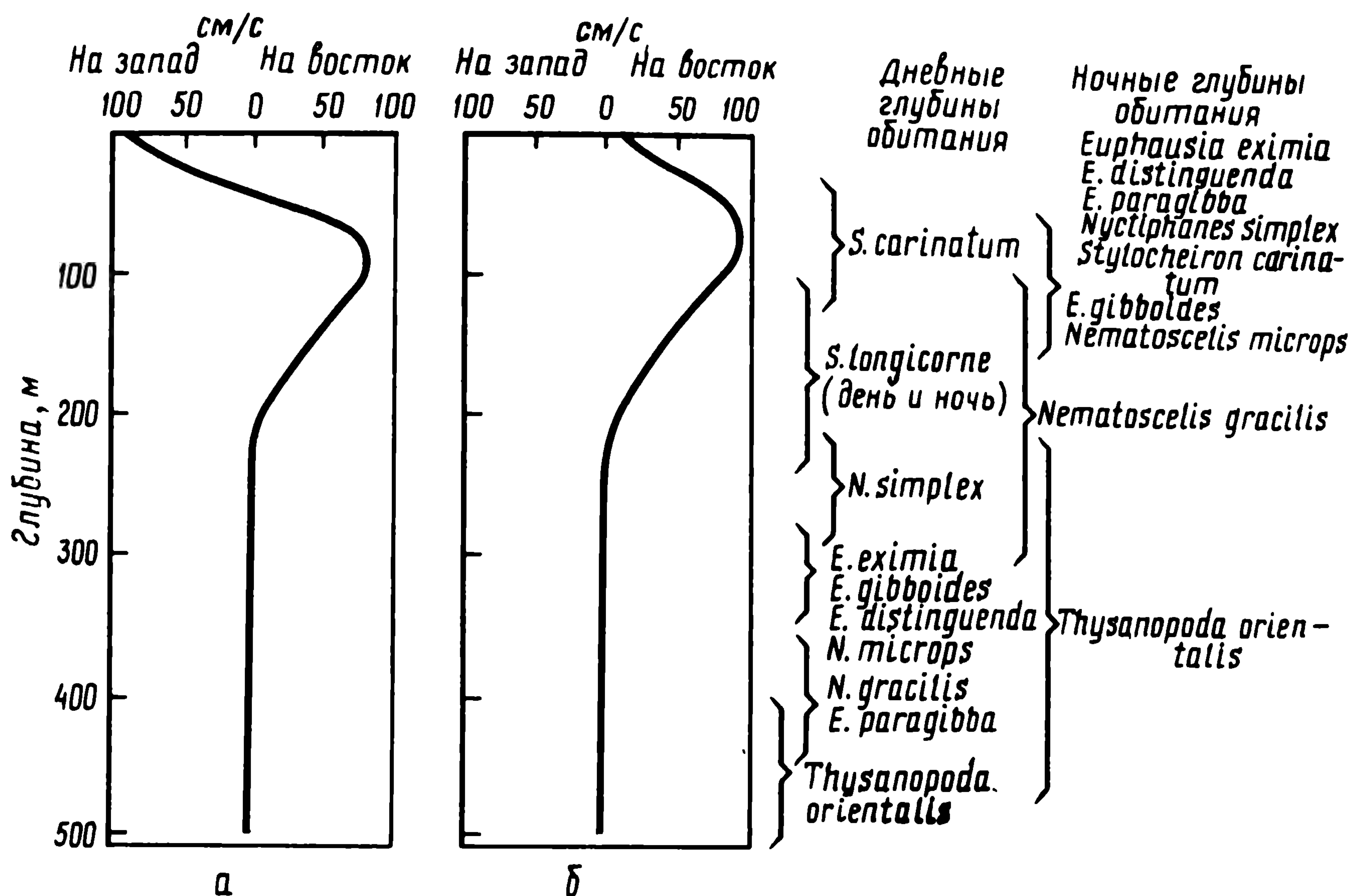


Рис. 5.13. Примеры течений на экваторе, которые переносят эвфаузиид:
а — направленным на запад Южным экваториальным течением и проходящим глубже направленным на восток противотечением; *б* — выход на поверхность направленного на восток противотечения; показано положение глубин дневного и ночного обитания взрослых особей видов, населяющих эти воды [188]

Имеется много примеров того, как суточные миграции позволяют популяции зоопланктонных животных постоянно оставаться в определенном месте. На рис. 5. 13 показано, как некоторые эвфаузииды поддерживают равновесие при переносе в восточном и западном направлении в Восточной экваториальной Пацифике (188). В Чесапикском заливе популяции Rodon polyphemoides совершают обратную миграцию, которая, по мнению Босха и Тейлора (165), вызывается светом; на дневной глубине обитания этих кладоцер (около 4 м) проходят течения, направленные в море. Перед заходом солнца кладоцеры опускаются в слой, где проходит глубинный поток, направленный к суше, таким образом многочисленная популяция этого вида поддерживает свое существование. У берегов штата Орегон, где массовые скопления фитопланктона наблюдаются приблизительно в 20 км от берега, вертикальные миграции, совершаемые младшими копеподитными стадиями Calanus marshallae, позволяют им возвращаться с течениями из прибрежной зоны размножения в зону апвеллинга [1044] (см. гл. 8). Аналогично в неритических водах Мексиканского залива декапода Lucifer faxoni в результате суточных перемещений переносится приливо-отливными течениями в сторону берега [1439]. Омори [993] описывает, как Sergia lucens в заливе Суруга мигрирует по диагонали между глубокими удаленными от берега и неглубокими прибрежными слоями (рис. 5. 14).

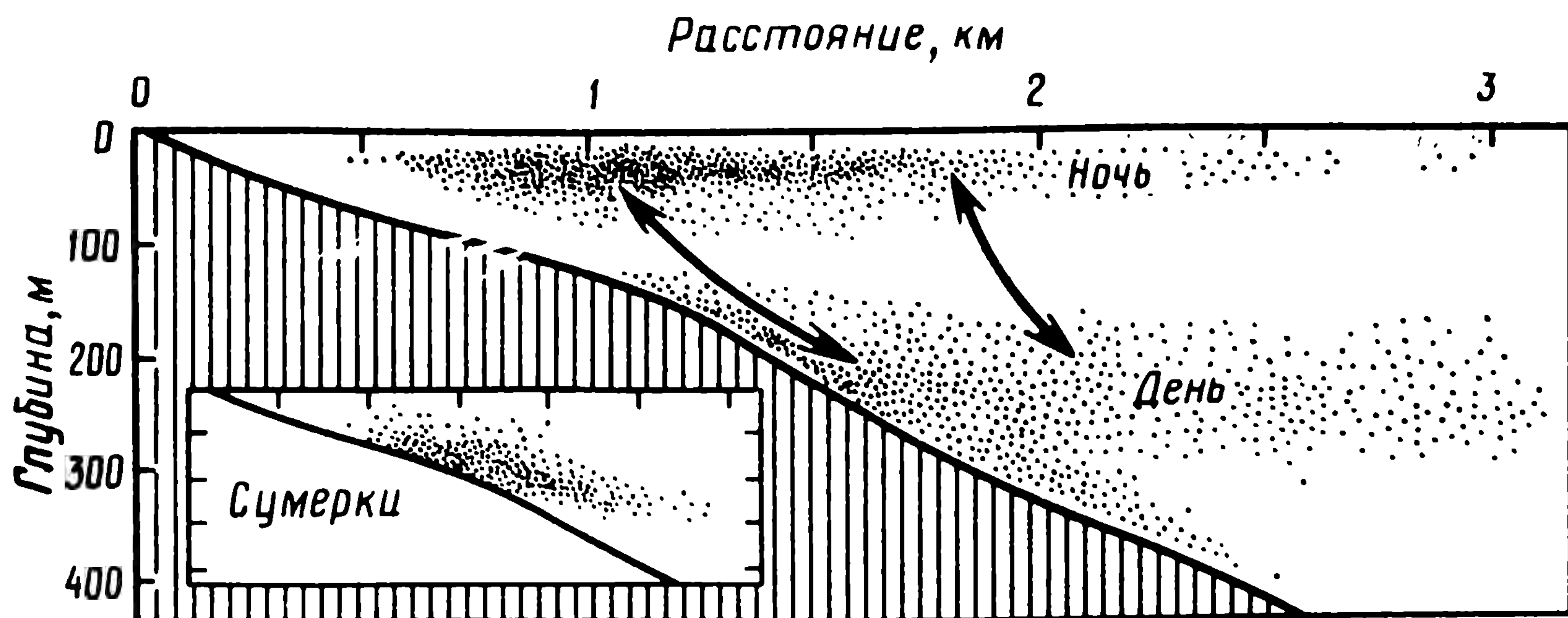


Рис. 5.14. Схема суточных миграций Sergia lucens в заливе Суруга [993]

Личинки Sebastes, а также молодь других рыб в течение 4—5 мес своей пелагической жизни многочисленны на поверхности и могут уноситься далеко, но более старшие личинки опускаются на бóльшую глубину и уходят таким образом из зоны поверхностных течений [131, 682] (см. гл. 2). Горизонтальные перемещения, совершаемые мигрирующими организмами, могут давать виду биологические преимущества. Дейвид [321] считал, что обмен между популяциями может способствовать потоку генов в пределах вида, хотя доказательства в пользу этого малоубедительны.

Существует и другая теория: виды-жертвы, оставаясь днем в глубинных слоях, могут избегать хищников. Виноградов [1389 а] указывал, что растительноядные животные, активно питаясь многочисленным в верхних слоях фитопланктоном в темное время суток, могут избегать там зрительных хищников, и отмечал, что Boreomysis sp., опускаются с полными желудками. Эту точку зрения поддерживают Зарет и Сафферн (1976), которые наблюдали, как в водохранилище Гатун в Панаме копепода Diaptomus gatunensis ночью появлялась у поверхности и таким образом уменьшала вероятность нападения на нее хищника — планктоноядной рыбы; науплии D. gatunensis, неохотно потребляемые этой рыбой, не мигрировали. Робертсон и Хоуард [1152], изучавшие сообщество морской травы зостеры у берегов Виктории (Австралия), подтвердили, что копеподы-каляноиды и некоторые личинки декапод избегают таким способом нападения хищников: эти мигрирующие животные, как правило, мельче и прозрачнее крупных непрозрачных немигрирующих планктонных животных. Хейрстон [532] считает, что степень пигментации другого Diaptomus sp., обитающего у побережья штата Вашингтон, влияет на его вертикальные миграции и характер поведения при различной освещенности. Опыты показали, что интенсивная пигментация уменьшает отрицательное влияние света на копепод, но делает их более заметными для хищников; чтобы выжить, животные должны оставаться на такой глубине, где света настолько мало, что их днем не видно, в то время как слабо пигментированные животные, хотя и менее доступные для хищников, лишены защиты света и также должны днем опускаться. Омори [993] обнаружил зависимость меж-

ду степенью пигментации и дневной глубиной обитания креветок. Эйнджел [30] рассмотрел размер и форму тела остракод-галоциприд в связи с их миграционным поведением и способностью избегать хищников. Виноградов и Сажин [1395] отметили протяженные миграции (до 2000 м) у Metridia pacifica в Японском море, где глубоководных хищников нет. При исследовании популяций эвфаузиид в тропических районах Тихого океана Роже [1158, 1162] отмечает, что этими животными питаются микронектонные рыбы, которых, в свою очередь, поедают более крупные рыбы; эвфаузииды служат пищей на всех стадиях миграции.

Инрайт [367] и Инрайт и Хонеггар [370] попытались построить модель обмена, в которой максимизируется поток энергии; движение вверх может быть вызвано чувством голода, опускание, связанное с насыщением, можно объяснить тем, что животные стремятся сократить время пребывания на поверхности, тем самым меньше рискуя встретиться с хищником, при этом снижается интенсивность обмена

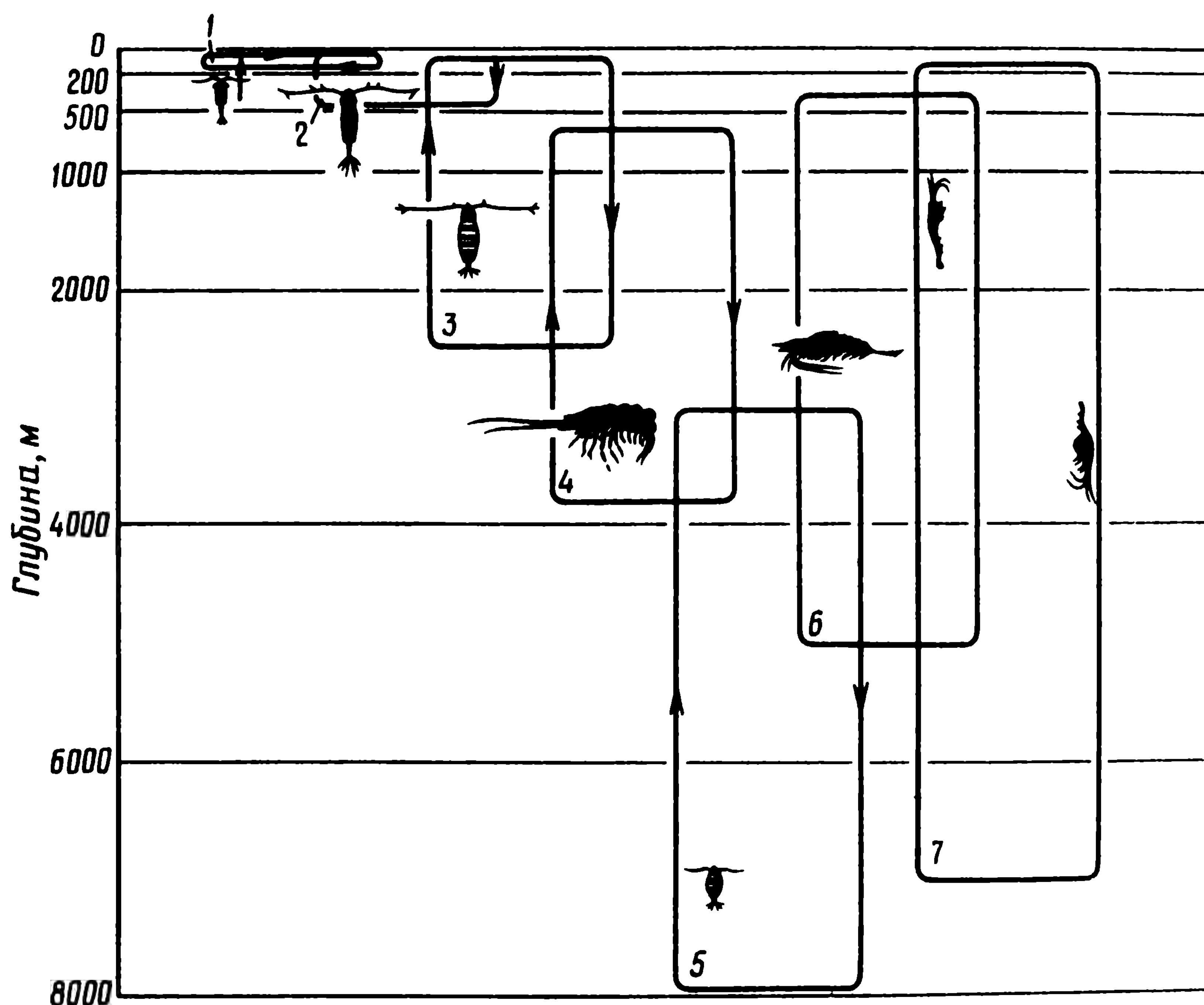


Рис. 5.15. Схема вертикальных миграций океанического планктона, обеспечивающих активный перенос органического вещества из поверхностных в глубинные слои (на примере северо-западной части Тихого океана):

1 — суточные миграции, охватывающие поверхностную зону; *2* — суточные и сезонные миграции, охватывающие поверхностную зону и промежуточный слой; *3* — сезонные и онтогенетические миграции, охватывающие поверхностную зону и батипелагиаль; *4* — онтогенетические миграции, охватывающие батипелагиаль и абиссопелагиаль; *5* — миграции, в пределах абиссопелагиали; *6* — онтогенетические миграции, охватывающие переходный слой и большую часть глубоководной зоны; *7* — короткопериодические нерегулярные (?) пищевые миграции, охватывающие почти всю толщу вод [1389а]

в более холодных глубинных слоях. В экспериментах эта теория не подтвердилась [1033]. Козлов [705] не согласен с тем, что миграция в конце дня предпринимается с целью ухода от хищников, и указывает, что свечение, испускаемое такими копеподами, как Gaussia и Metridia, может быть средством отвлечения преследующих хищников, в то время как биолюминесценция фитопланктона может оказывать влияние на время начала миграций. Пирр [1033] предложил модель вертикальных миграций, в которой регулирующими факторами служат свет и пища. На схеме (рис. 5.15) вертикального распределения животных в разных слоях, предложенной Виноградовым [1389а], показаны зоны, в которых в основном встречаются различные стадии и трофические группы. Макларен [810] указывает, что миграции, совершаемые в термически стратифицированных водах, обеспечивают животным энергетический выигрыш. Когда зоопланктонное животное питается в теплых верхних слоях и опускается в более холодные глубинные воды, где меньшая интенсивность обмена снижает потребности в пище, получаемый энергетический выигрыш делает возможным запасание пищи. Если в результате сезонной миграции животные остаются в глубинных холодных водах, они получают дополнительное селективное преимущество, связанное с задержкой полового созревания и, следовательно, увеличением размеров тела и плодовитости. По мнению Тила и Кэри [1317], чтобы экономия энергии была существенной, разница между дневной и ночной температурой должна быть такой, при которой снижение

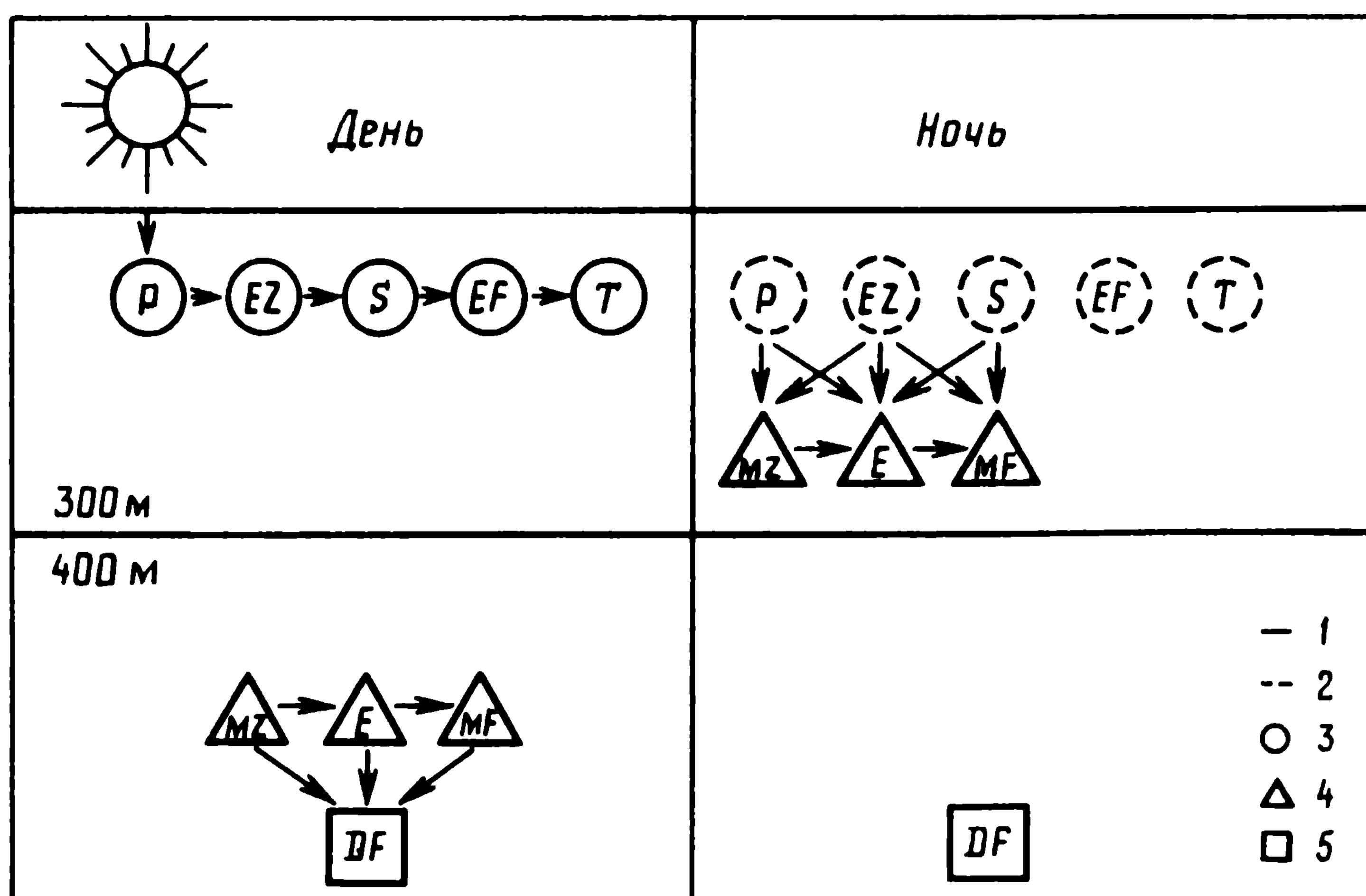


Рис. 5.16. Схема связей в пелагических сообществах тропической части Тихого океана: *1* — пищевые связи; *2* — непищевые связи; *3* — эпипелагические виды; *4* — виды, совершающие вертикальные миграции; *5* — глубоководные виды. Стрелками показаны основные пути передачи энергии через взаимоотношения хищник — жертва. *P* — фитопланктон; *EZ* — эпипелагический зоопланктон; *S* — эвфаузииды рода Stylocheiron; *EF* — эпипелагические рыбы (например, Bramidae и Gempylidae); *T* — тунцы; *MZ* — мигрирующий по вертикали зоопланктон; *E* — эвфаузииды рода Euphausia; *MF* — мигрирующие по вертикали рыбы (например, Myctophidae); *DF* — глубоководные рыбы [1167]

интенсивности обмена компенсировало бы затраты энергии на миграцию. Некоторые животные способны переносить в течение части суток почти полную аноксию и затем подниматься в более высокие слои, где аэробное дыхание позволяет им ликвидировать кислородную задолженность [113, 233]. В результате сравнения размеров тела, плодовитости и глубины обитания Эйнджел [30] не обнаружил явных доказательств положительного влияния вертикальных миграций на численность остракод-галоциприд.

Хотя теория Виноградова [1388] о том, что батипелагические формы питаются частицами, поступающими из эвфотической зоны, претерпела некоторые изменения, почти нет сомнений в том, что «лестница миграций» играет важную роль в пищевой цепи [1099]. Живущие на большей глубине планктофаги питаются фитофагами из более высоких слоев и сами наряду с детритом и фекальными комками служат источником пищи для всеядных видов. Омори [993] перечисляет мезопелагических декапод, которые мигрируют для питания к поверхности, в то время как живущие глубже виды могут ночью подниматься и занимать освободившиеся зоны (см. табл. 5.2 и рис. 5.9). Трофическая цепь мигрантов включает также нектон, причем кальмары и планктоноядные рыбы выступают в качестве хищников второго порядка. Миктофиды в процессе питания также вынуждены мигрировать за своими жертвами. Роже описывает пелагические пищевые цепи, включающие эвфаузиид, и подчеркивает их важность для переноса энергии в более глубокие слои (рис. 5.16).

Роу [1161] на основании 24-часовой серии ловов до 250 м в Атлантике показал непрерывные перемещения планктона вверх и вниз, причем рыбы, декаподы и копеподы доминировали в ночных ловах. Он предположил, что такая упорядоченность миграций способствует разделению по времени групп видов и таким образом ослабляет конкуренцию. Дональдсон [345] обнаружил, что различия в пищевом поведении и вертикальном распределении у 12 массовых видов сергестид, встречающихся вблизи Бермудских островов на полигоне «Оушен Акр», играют в этом отношении важную роль. Виды, сосуществующие в течение части дня, расходились в результате ночных миграций; наибольшая амплитуда перемещений была у Sergestes splendens (825 м), в то время как S. japonicus передвигался менее чем на 100 м. Пока невозможно дать окончательный ответ на вопрос о цели суточных вертикальных миграций. Мохлин и Фишер [874] указывают, что преимущества и причины миграции могут быть разными. Хотя некоторые немигрирующие виды, по-видимому, выживают не хуже, чем мигрирующие, рассеивание может уменьшать конкуренцию и дает возможность каждой группе занимать оптимальную экологическую нишу для наиболее полного использования ресурсов окружающей среды.

ГЛАВА 6

ПИЩА, ПИТАНИЕ И ДЫХАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА

ПИЩА И ПИТАНИЕ

В верхних слоях открытого океана и в толще воды мелководных прибрежных районов переход от первичной к вторичной продукции происходит через зоопланктон. Может создаться впечатление, что весь зоопланктон растительнояден и потребляет планктонные водоросли. Это далеко не так: давно известно много групп хищного зоопланктона (медузы, сифонофоры, щетинкочелюстные, крылоногие моллюски гимносоматы, амфиподы и огромное большинство личинок рыб и планктонных декапод). Группы планктонных животных, которые обычно считаются преимущественно растительноядными, могут включать хищные виды. Существует также много зоопланктонных животных со смешанным типом питания. Среди копепод большинство видов не является ни исключительно растительноядными, ни исключительно хищными [841]. Представители по существу растительноядного зоопланктона, в частности Calanus hyperboreus, в условиях эксперимента могут потреблять животную пищу (например, науплиев Artemia) [1940]. Полевые наблюдения также показывают, что эти виды потребляют и вещества животного происхождения. Животные с достаточно тонким фильтрующим аппаратом могут также включать в свой рацион частицы детрита и бактериальные агрегаты. Многие виды зоопланктона потребляют (с определенными ограничениями) любую доступную им пищу.

Рацион хищного зоопланктона часто, по-видимому, даже более сложен. Многие хищники, например многочисленные виды щетинкочелюстных или медуз, могут поедать непосредственно растительноядных копепод и их классифицируют как хищников первого порядка. Аналогично крылоногие моллюски гимносоматы могут питаться текосоматами, которые поедают водоросли, и поэтому они также относятся к хищникам первого порядка. Однако некоторые зоопланктонные виды питаются теми планктонными животными, которые сами являются хищниками. Например, гребневик Beroe питается другими лобатными или тентакулятными хищными гребневиками и относится, таким образом, к хищникам второго порядка. Могут существовать и последующие звенья пищевой цепи; планктонные гастроподы Glaucus и Phyllirhoe питаются сифонофорами, в том числе Porpita, а этот обитатель плейстона в основном поедает копепод-понтеллид, которые входят в разряд хищников, поэтому Glaucus и Phyllirhoe относятся к хищникам третьего порядка.

Петипа и др. [1047] описывают различные трофические уровни на примерах планктонной фауны Черного моря. Однако животные

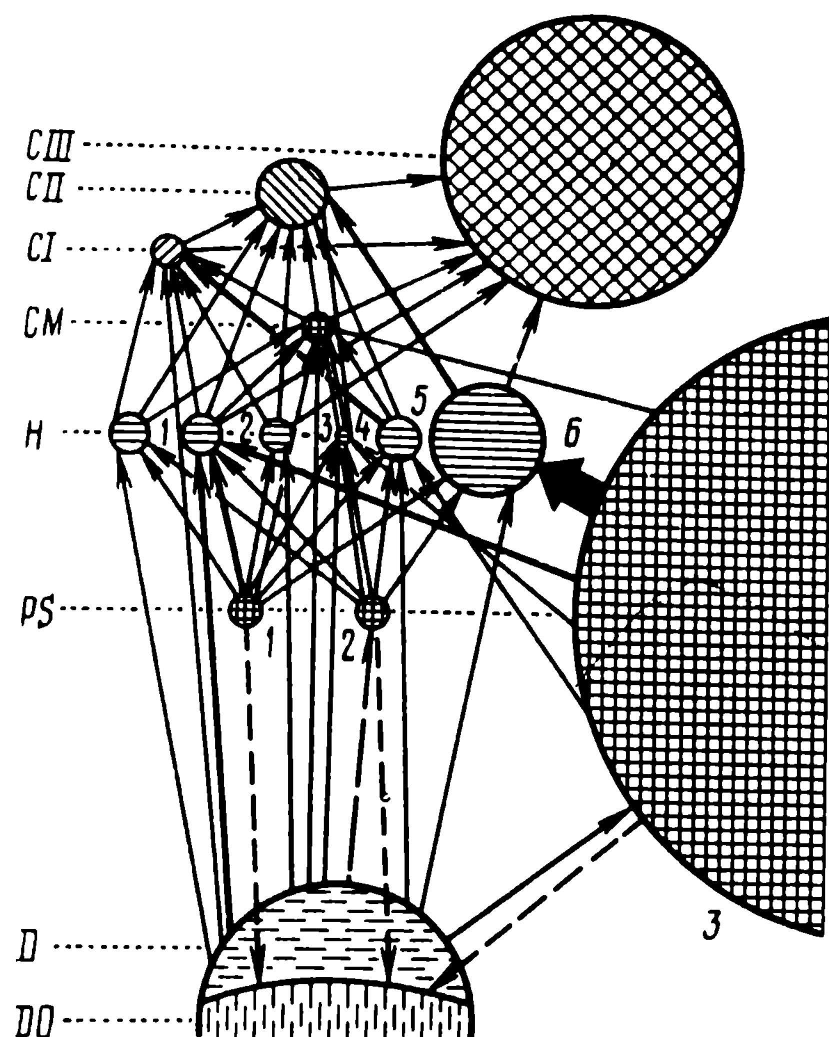


Рис. 6.1. Пищевые сети в эпипланктонном сообществе:

СIII — хищники третьего порядка; *СII* — хищники второго порядка; *СI* — хищники первого порядка; *СМ* — потребители смешанной (растительной и животной) пищи; *Н* — растительноядные организмы; *PS* — продуценты и сапрофаги (фитопланктон); *D* — детрит; *DO* — растворенное органическое вещество; цифры 1, 2, 3 и т. д. возле кружков означают экологическую группу внутри трофического уровня. Уровень продуцентов: *1* — мелкие; *2* — средние; *3* — крупные. Уровень консументов: *1* — Oikopleura; *2* — II—III копеподитные стадии; *3* — IV—VI копеподитные стадии Paracalanus; *4* — личинки моллюсков и полихет; *5* — науплии; *6* — IV—VI копеподитные стадии Pseudocalanus и Calanus. Размер кружков пропорционален среднесуточной биомассе экологической группы. Толщина сплошных стрелок пропорциональна удельной суточной скорости потребления пищевого объекта. Пунктирными стрелками обозначены процессы экскреции растворенного органического вещества и потребления детрита, количественные характеристики которых неизвестны [1047]

более высокого трофического уровня редко ограничиваются каким-либо одним источником пищи. На рис. 6.1 показана пищевая сеть эпипланктонного сообщества. Схематически изображены различные размерные группы растительноядных животных, представленных Oikopleura, различными копеподитными стадиями Paracalanus, личинками моллюсков и полихет и разными стадиями Pseudocalanus и Calanus. Хищники первого порядка включают хищных копепод (Oithona и понтеллид), которые потребляют мелких копепод и кладоцер. Потребители смешанной пищи представлены некоторыми копеподами, в основном Acartia clausi. Sagitta setosa — типичный представитель эпипланктонных хищников второго порядка, ее основную добычу составляют растительноядные копеподы, однако поедаются также Oikopleura и мелкие сагитты. Батипелагическая группа представлена в основном крупными сагиттами, также потребляющими копепод (см. рис. 6.1). Pleurobrachia считается почти единственным хищником третьего порядка, поскольку она поедает сагитт, однако пищей служат также и непосредственно растительноядные копеподы, и животные со смешанным типом питания. Описанная Тирьо [1333] (рис. 6.2) трофическая система экваториальных африканских вод включает различные уровни для нескольких хищных зоопланктонных видов из разных таксономических групп, а также возможные альтернативные пищевые пути некоторых видов (например, Euphausia lucens, Nyctiphanes capensis, Parathemisto, Sagitta spp.).

Такие альтернативные трофические связи, типичные для большинства видов, приводят к осложнениям. Многие хищники второго и третьего порядков питаются непосредственно растительноядным планктоном, а хищники первого порядка могут поедать хищников того же самого или даже более высокого трофического уровня. Так,

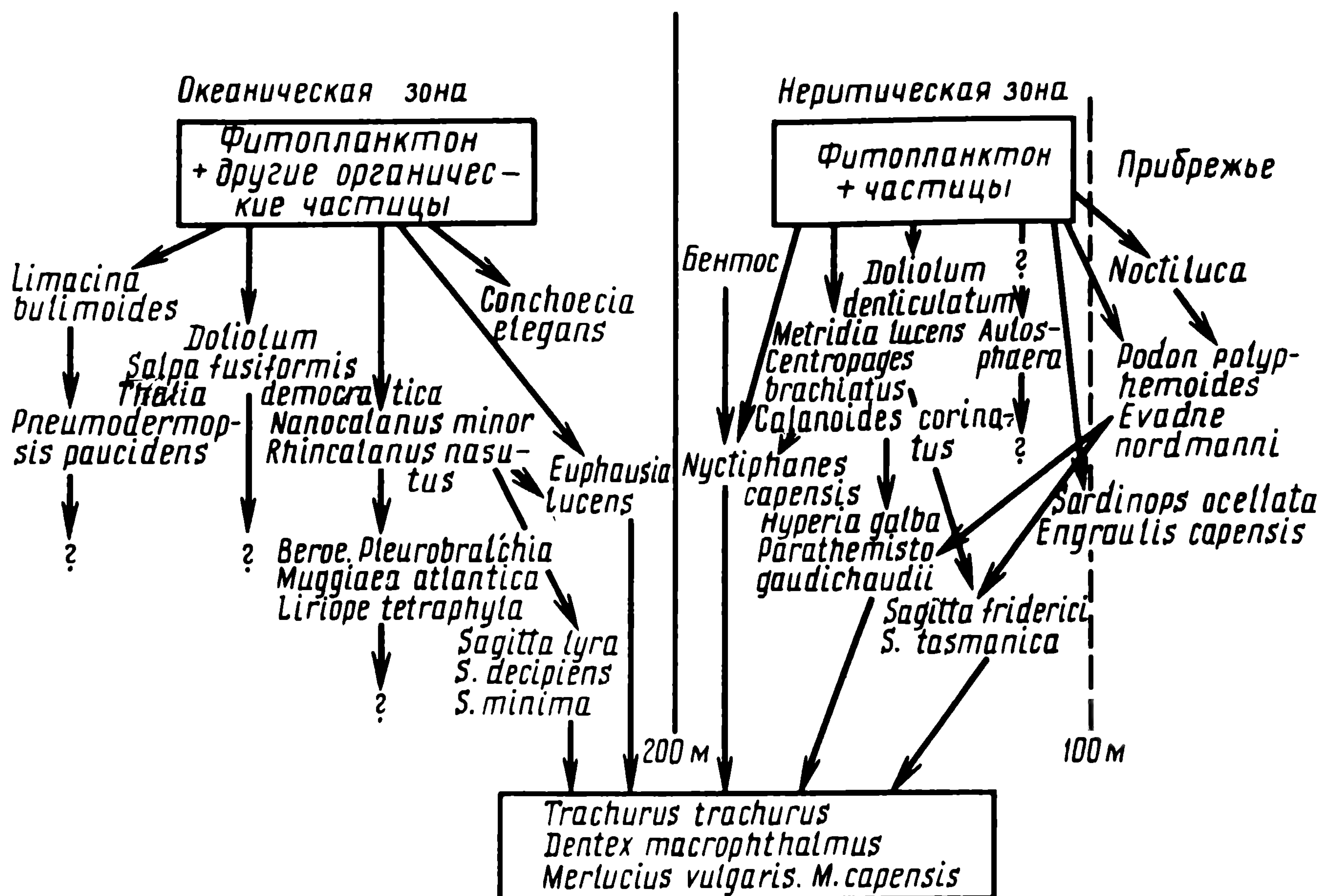


Рис. 6.2. Трофические связи между видами в западноафриканских экваториальных водах [1333]

гетеропода Cardiopoda placenta, питающаяся растительноядными сальпами, может поедать другой вид гетеропод (Firoloidea), личинок рыб или Phyllirhoe [537]. Сагитты обычно считаются хищниками первого или второго порядка, поскольку они могут потреблять непосредственно растительноядных копепод и другие планктонные виды, а также хищные формы, в том числе личинок рыб и даже медуз [119]. Однако послеличиночные стадии некоторых рыб, в том числе сельди [548], и даже отдельные планктонные формы, например медузы и копеподы, могут питаться сагиттами [548, 1420].

В связи с этим для описания трофических отношений в планктонной экосистеме вместо термина «пищевая цепь» обычно используется более правильное название «пищевая сеть». Сложности обычно усугубляются способностью многих видов дополнять свой преимущественно хищный рацион мелкими частицами, часто детритом. В частности, в глубинных слоях океана, где пищи обычно очень мало, а хищничество широко распространено, способность животных использовать в пищу разнообразное неживое вещество, в том числе хитиновые остатки, опускающиеся частицы древесины, таких мертвых или умирающих простейших, как глубоководные Phaeodaria, фекальные комочки, загнивающие частицы крупных водорослей [1437], а также изредка части распадающихся крупных животных, может иметь большое значение для выживания.

Паффенхофер и Ноулс [1010] на примере Temora turbinata и Eucalanus pileatus показали, что скорость образования фекальных

частиц зависит от концентрации пищи и размера копепод. Они проанализировали степень доступности значительного количества органического вещества, остающегося в фекальных комочках, для других представителей зоопланктона. Calanus helgolandicus поедали фекальные комки, когда фитопланктон уже выеден, и, хотя ценность этого вещества спорна, Паффенхофер и Ноулс обнаружили, что размер и возраст фекальных частиц, связанные со скоростью опускания, имеют большое значение. Самки Eucalanus и Temora поедают фекальные комочки, выделенные науплиями Eucalanus, приблизительно с той же скоростью, что и культуру Rhizosolenia. Пищевая ценность более мелких округлых комочков, по-видимому, выше; в них может содержаться больше микроорганизмов. Содержание органического вещества также зависит от возраста комочков. Виноградов [1389а, 1390] и другие исследователи часто называют эврифагами животных, потребляющих разнообразную пищу. Виноградов считает, что доля эврифагов во многих глубинных слоях открытого океана значительна.

Потребление пищи может также увеличиваться если не в количественном, то в качественном отношении в результате присутствия колоний бактерий и даже мелких сапрозойных простейших, живущих на поверхности частиц детрита. Вопрос о том, в какой степени относительно большое количество растворенного органического вещества может использоваться бактериальной микрофлорой и таким образом включаться в круговорот органического вещества, до сих пор остается спорным. Безусловно, необходимо подчеркнуть роль микрозоопланктона, особенно таких мелких простейших, как инфузории, в обеспечении пищей планктонных многоклеточных, потребляющих частицы не только в глубинных, но и в поверхностных слоях океана. Хейнбокель [574] предположил, что тинтинниды и инфузории могут оказывать большое влияние на поток энергии. Многие представители зоопланктона используют альтернативные пищевые связи, потребляя микрозоопланктон, когда недоступна более крупная пища [1016, 1021] (см. т. 1). До сих пор не ясна роль органических агрегатов в образовании частиц пищи из растворенного органического вещества. Иногда в морях в значительных количествах наблюдается «морской снег». Хамнер и др. [537] наблюдали бесформенные агрегаты значительного размера в открытых водах; многие беспозвоночные выделяют большое количество слизи, которая может иметь значительную питательную ценность для планктона. Это вещество служит также субстратом для агрегированных бактерий и мелких простейших.

Учитывая большое число стадий трофического цикла в пелагической экосистеме и сложность ее пищевой сети, не приходится удивляться, что переход к вторичной продукции сопровождается значительными потерями энергии. Петипа и др. [1047] установили, что в черноморском сообществе суточные рационы некоторых хищников первого и второго порядка составляют до 100 % массы их тела, а пищевые потребности Pleurobrachia превышают 300% массы тела в сутки. Это осложняет сопоставление суммарной рыбопро-

дукции даже пелагических рыб, которых можно считать одним из типичных конечных звеньев трофической цепи, с первичной продукцией. Хотя некоторые оценки первичной продукции достаточно точны, пути переноса энергии от первичной продукции к рыбам сложны, и это может быть причиной значительных ошибок количественных оценок.

Кушинг [305] считает, что часто используемая оценка экологической эффективности (около 10 %) может оказаться заниженной для переноса энергии от первичной к вторичной продукции. Он приводит более высокие оценки эффективности на нижних уровнях пищевых цепей и ссылается на выполненный Стилом анализ экосистемы Северного моря, в ходе которого было установлено, что экологическая эффективность переноса энергии между первичной и вторичной продукцией может быть выше. Однако общая эффективность должна уменьшаться по мере увеличения числа звеньев пищевой сети, особенно у некоторых придонных рыб. Экосистема, в которой перенос энергии осуществляется по прямой схеме: фитопланктон → зоопланктон → пелагические рыбы, должна быть более эффективной, однако эффективность может уменьшаться при избытке первичной продукции и временной задержке ее утилизации. В глубоководных районах океана трофические отношения также могут усложняться из-за вертикальных миграций зоопланктона с разным типом питания [1393].

Методология

Как и для других животных, хорошо апробированным методом определения рационов представителей зоопланктона является анализ содержимого желудков, хотя интерпретировать результаты необходимо с осторожностью, поскольку опорожнение кишечника у зоопланктона часто происходит очень быстро. Нередко только у небольшой части пойманных животных кишечники заметно заполнены. Наблюдения показывают, что у некоторых представителей растительноядного зоопланктона фекальные комочки образуются каждые 15—20 мин, поэтому любые остатки пищи в кишечнике не могут дать достаточно точной картины питания животного. Наиболее предпочтительным способом исследования при продолжительных океанографических рейсах является анализ только что пойманного зоопланктона на борту судна, особенно потому, что умерщвляемые и фиксируемые формалином для последующей обработки животные часто выбрасывают значительную часть содержимого кишечника в результате мускульных сокращений.

Ошибочные выводы о питании некоторых представителей хищного планктона, пойманных сетями, могут быть связаны с тем, что сконцентрированные в кутке сети животные часто поедают друг друга. В некоторых случаях, чтобы установить, какие организмы служат пищей, можно использовать не только содержимое кишечников, но и выделяемые зоопланктоном фекальные комочки. Многие представители зоопланктона выделяют дискретные фекальные комоч-

ки характерной формы [853, 1104], и, как указывает Маршалл [841], можно идентифицировать и даже подсчитать съеденные организмы, если они имеют неперевариваемые скелеты, малоповреждаемые в фекалиях. Например, можно распознать створки диатомовых, теки динофлагеллят или скелеты акантарий. Маршалл подсчитывала оболочки Prorocentrum в фекалиях Calanus. Очевидный недостаток анализа не только фекальных комочков, но и содержимого кишечников состоит в том, что любые мягкотелые организмы, входящие в состав пищи (голые простейшие, инфузории, жгутиковые и подобные им), при переваривании разрушаются.

Опыты по анализу пищевой избирательности зоопланктона стали возможны только после разработки способов культивирования планктона в лаборатории. Даже после этого опыты заключались в скармливании нескольким растительноядным видам зоопланктона (обычно копеподам) культур одноклеточных водорослей. В течение долгих лет культивировались очень немногие виды водорослей, вследствие чего опыты были весьма ограничены; в многочисленных опытах использовалась часто культивируемая диатомовая водоросль Nitzschia (Phaeodactylum) closterium. Развитие способов культивирования водорослей значительно расширило число видов фитопланктона (диатомовых и динофлагеллят), которые можно использовать в опытах с нанопланктонными организмами. В результате в настоящее время зоопланктон можно содержать в лабораториях на самых разных культурах, обычно не очищенных от бактерий. Однако чаще всего к регулярно культивируемым относятся прибрежные водоросли, даже эстуарные и литоральные, так что вопрос об адекватности результатов опытов с океаническим зоопланктоном при такой пище остается открытым. Однако еще более серьезное ограничение состоит в том, что все эти опыты проводятся с растительноядным зоопланктоном. Почти единственная животная пища доступного размера для потенциально хищного зоопланктона — науплии Artemia, которых легко выращивать в лаборатории. Недавно в качестве пищи стали использовать некоторых других культивируемых животных, например инфузорий и коловраток. Такие опыты, однако, только отвечают на вопрос, потребляется ли животная пища. В прошлом, чтобы установить характер питания, в полевых условиях отлавливали зоопланктон и предлагали его хищнику в нерассортированном или слегка рассортированном виде.

В последние несколько лет экспериментальное изучение питания хищников, особенно щетинкочелюстных, гребневиков и личинок рыб, такими учеными, как Рив, Греве, Хирота и Хауэлл, использовавшими рассортированных по размерам коловраток, науплиев усоногих, науплиев копепод и подобную пищу, значительно расширили наши знания о пищевой избирательности и интенсивности питания, однако все еще существует острая потребность в разных видах зоопланктона в постоянных лабораторных культурах, которые можно было бы использовать в качестве стандартных источников пищи.

В опытах с культурами водорослей критерием количества потребленной пищи служит подсчет клеток в пищевой культуре. При

использовании животной пищи, например науплиев Artemia, также применяются подсчеты. Прямые наблюдения за поеданием водорослей сложны, хотя Коновер [265] наблюдал, как Calanus hyperboreus манипулировал крупной клеткой Coscinodiscus, держа ее в основном второй парой максилл и максиллипедами. Повернув диатомею, он поднес ее к мандибулам и съел. Пищевая реакция явно наступает, когда клетка диатомеи соприкасается хотя бы частично с ротовыми органами. Если в контакт с ротовыми частями животного входили фекальные комочки, они отбрасывались. Кушинг [304] также ссылается на опыты Петипа, которая наблюдала, как Calanus «распознавал» и хватал крупную диатомовую водоросль.

Маршалл и Орр [845, 846] особенно широко использовали культуры водорослей в опытах по питанию. Они показали, что потребляемый калянусом фитопланктон весьма разнообразен (см. ниже). Каждый опыт может ответить только на один вопрос: станут ли зоопланктонные виды потреблять в условиях эксперимента данные пищевые частицы в отсутствие другой доступной пищи. Проведя ряд опытов, в каждом из которых используются виды фитопланктона, относящиеся к разным таксономическим группам и различающиеся, например, по размеру, форме и даже химическому составу, и суммировав результаты, можно определить, какие из поедаемых водорослей зоопланктонное животное предпочитает. Проблема состоит в необходимости иметь широкий спектр водорослей для скармливания животным в опытах, однако анализ интенсивности питания должен помочь в определении степени использования этой пищи в природных условиях. При проведении таких опытов очень важна строгая стандартизация их условий, в том числе культур кормовых водорослей.

Модификация методики экспериментального анализа избирательности пищи состоит в том, что животным предлагается смесь культур двух или более видов водорослей и устанавливается степень предпочтения одного из них [468, 561, 841]. При этом необходимо соблюдать определенные правила. Например, если предлагаемые животным виды водорослей имеют разный средний размер, то суммарный объем пищи, представленный разными видами, должен быть приблизительно равным. С помощью таких опытов Харви [561] показал, что калянус, которому скармливали смесь Ditylum и Lauderia, явно предпочитает Ditylum. Сходным образом, когда животным предлагалась смесь Lauderia и Nitzschia, они выбирали Lauderia. Очевидно, что из смеси клеток выбираются более крупные. Если калянуса кормили культурой из одних мелких клеток водорослей, объем профильтрованной воды возрастал. Более того, когда животным предлагалась смесь Lauderia и Chaetoceros, они явно выбирали Lauderia, следовательно, размер клетки, возможно, не единственный фактор, влияющий на избирательность питания, а важную роль могут играть форма клеток и количество игл. В большинстве опытов, когда в качестве пищи предлагались смеси разных видов водорослей, было показано, что животные обычно выбирают более крупные клетки.

Керл и Маклеод [298] также показали, что при обилии в сетных

ловах шести видов диатомовых копеподы (в основном Pseudocalanus и Acartia tonsa) активно поедали Skeletonema, так что ее численность заметно снижалась, тогда как численность более крупной Rhizosolenia увеличивалась. Петипа [1045] пришла к выводу, что в естественных условиях копеподы (Calanus helgolandicus) питаются обычно наиболее многочисленными видами, а не выбирают наиболее крупные клетки, хотя это может наблюдаться в лабораторных опытах. Например, Melosira, Cerataulina и Coscinodiscus выедались сильнее, чем Nitzschia seriata и Prorocentrum; а селективность Chaetoceros curvisetus была нейтральной. Но Prorocentrum все же потребляется и служит удовлетворительным источником пищи в природных условиях.

Муллин [940] исследовал избирательность питания у нескольких видов копепод Индийского океана, относимых к растительноядным, всеядным и хищникам, используя в качестве пищи смеси науплиев Artemia и двух или трех видов фитопланктона (Coscinodiscus perforatus, Thalassiosira fluviatilis и Cyclotella nana). Самые крупные клетки по объему были приблизительно на четыре порядка крупнее самых мелких. Муллин выявил явные различия между хищниками, всеядными животными и фильтраторами и, кроме того, наблюдал, что представители семейств Eucalanidae и Calanidae, которые относятся к последней категории, активно питались и науплиями Artemia. Когда в пищу животным давали смесь диатомовых, Neocalanus gracilis потреблял все три вида, но выбирал Coscinodiscus; Eucalanus attenuatus, по-видимому, питался только самой крупной диатомовой водорослью, а Nannocalanus minor явно не делал различий между Coscinodiscus и Thalassiosira, но Cyclotella не потреблял. Когда животным предлагали только Thalassiosira, у Calanidae и Eucalanidae, в том числе у Rhincalanus, скорость образования фекальных комочков была высокой. У большинства других копепод фекальных комочков образовывалось очень мало, что свидетельствовало о плохой усвояемости этой пищи, в то же время у Pleuromamma xiphias, P. abdominalis и Euchirella bella фекалий образовывалось достаточно много. Однако во всех опытах с участием Pleuromamma spp. и Euchirella (кроме одного, в котором использовалась III копеподитная стадия E. bella) из пищевых смесей, включающих диатомовых, Artemia выедалась полностью. Как ни странно, Chirundina и Lophothrix, которых обычно считают в основном хищниками, потребляли из пищевых смесей не только Artemia, но и некоторые диатомовые. Некоторые копеподы, по-видимому, способны расширять свой пищевой спектр.

Одна из модификаций метода с использованием культур водорослей — мечение культур водорослей изотопом, обычно ^{32}P или ^{14}C. При использовании в опытах одного вида водорослей интенсивность выедания определялась по радиоактивности взвеси клеток, оставшихся несъеденными, а также тел питающихся животных, фекальных комочков или любых других продуктов (фильтрат продуктов выделения, яйца) (см. ниже). При использовании смеси двух видов водорослей проводят два параллельных опыта, в одном из которых метят

клетки одного вида водорослей, во втором — другого. Оценка уровня радиоактивности в двух группах питающегося зоопланктона свидетельствует об избирательности питания [84].

Для оценки рациона зоопланктона путем кормления животных пищей, близкой к естественной, Парсонс с соавторами [1019, 1022] применил счетчик Коултера. Пробы планктона, в основном фитопланктона, анализировались на счетчике Коултера, в результате чего получали их размерный спектр, причем плотность разных категорий фитопланктона выражалась через размер, приведенный к диаметру клетки (см. т. 1). Основные размерные категории планктонной пробы можно также быстро определить с помощью микроскопа.

Пробы природного фитопланктона относительно большого размера можно получить, например, с помощью крупных планктоноcобирателей Ван Дорна и Нискина. Зоопланктон собирают отдельно сетными ловами и тщательно разбирают на основные виды. Известное число особей выбранного вида вносят в пробы природного фитопланктона. Интенсивность выедания определяют, исходя из количества съеденных клеток фитопланктона каждой размерной категории, которые оцениваются по изменениям размерного спектра проб фитопланктона, определенного до и после опыта. Пуле [1067] для изучения избирательности питания копеподы Pseudocalanus minutus использовал в основном такую методику (см. также [183, 983]). Использовать аналогичный метод для анализа избирательности питания и интенсивности потребления пищи у хищного зоопланктона пока не представляется возможным из-за ограничений методики использования счетчика Коултера.

Барлоу и Монтейро [86] внесли небольшое изменение в метод, использованный Парсонсом. Пробы планктона собирали, как и раньше, при помощи большого планктоноcобирателя типа батометра, однако затем часть пробы тщательно фильтровали через планктонный газ с выбранным размером ячеи. В «фильтрате» содержалось подавляющее большинство фитопланктона и бактерий, а также некоторые мелкие представители зоопланктона, в основном простейшие и личинки. Из «остатка», представленного в основном зоопланктоном, просчитывали небольшую подпробу для определения массовых видов и их численности. Затем отбирали две одинаковые культуры фильтрата, состоящие в основном из фитопланктона. К одной из них добавляли известный объем «остатка». в результате получалась питающаяся популяция известной численности и состава; другая культура служила контрольной популяцией «фитопланктона». Спустя соответствующий промежуток времени определяли размерный спектр фитопланктона в каждой культуре с помощью счетчика Коултера, а разность между экспериментальной и контрольной культурами указывала на активность питания использованной в опыте популяции зоопланктона как в качественном, так и в количественном отношении.

Петипа и др. [1392] использовали модификацию изотопного метода для экспериментального исследования на борту судна характера питания планктонных животных из тропических районов

Тихого океана. Различные культуры, предназначенные в качестве пищи, выращивались и метились ^{14}C. В их число входили бактерии (известный штамм Pseudomonas и бактерии из природного планктона) и несколько культур фитопланктона — динофлагеллят и диатомовых. Меченую животную пищу готовили путем отбора различных видов копепод из природного планктона и кормления их мечеными ^{14}C водорослями, так что часть радиоактивного углерода ассимилировалась. Объектами изучения были Acartia, Paracalanus, Scolecithrix и Temora, а также несколько более крупных каляноид — Eucalanus, Rhincalanus и Undinula. Смеси меченых бактерий, фитопланктона и копепод предлагались затем разным пойманным планктонным животным для определения избирательности их питания. При этом необходимо было оценивать относительные количества различной потребленной пищи, поскольку многие представители зоопланктона, особенно тепловодные виды, потребляют смешанную пищу.

Полезным для изучения рационов планктонных животных может быть детальный морфологический анализ их ротовых придатков и механизмов питания. Такие исследования не позволяют точно определить, какую пищу выбирает животное, но с их помощью можно установить принадлежность (в широком смысле) к трофической группе (хищники или растительноядные). У растительноядных или фильтраторов ротовые части, особенно вторая пара максилл, обычно покрыты многочисленными очень тонкими щетинками, а мандибулы имеют большое число тупых перемалывающих зубцов. У хищников хватательные ротовые части обычно покрыты грубыми острыми шипами, а мандибулы имеют крупные острые, как лезвия, края, но это не является абсолютным критерием (см. ниже).

Отдельные методы могут дать точную информацию о рационе зоопланктона, но лишь комбинация методов, включающая анализ ротовых частей и содержимого кишечников, а также лабораторные опыты с использованием разнообразных источников пищи или природного фитопланктона дают возможность получить поистине ценные результаты. В опытах необходимо определять скорость питания и количество разной съеденной пищи. При фильтрационном типе питания некоторые более подробные морфологические определения, в частности измерение промежутков между щетинками («размер ячеи») основного фильтрующего аппарата, например второй пары максилл у каляноид, могут указать нижний предел размерного спектра пищевых частиц, эффективно улавливаемых животными. Оценка вариабельности расстояний между щетинками и площади основной фильтрующей поверхности может помочь в определении вида функции вероятности для размерного распределения съеденных частиц [983]. Бойд [183] указал на необходимость введения поправки на «утечки» фильтра. Хотя на процесс фильтрации могут влиять разные факторы, хорошее согласование получено между размерным спектром захватываемых частиц и средним расстоянием между щетинками [983]. Наряду с фильтрационным питанием животные могут захватывать крупные частицы краями ротовых частей, а еще более

крупные пищевые объекты — с помощью хищного способа питания.

Хотя информации о питании многих представителей зоопланктона, особенно обитателей открытого океана, крайне недостаточно, а результаты исследований состава пищи животных трудно интерпретировать, в составе планктона можно все же выделить животных с растительноядным, всеядным и хищным типами питания. Общепризнано, что многие виды могут изменять свой рацион в зависимости от обстоятельств.

Состав пищи зоопланктона

В том, что касается рациона, простейшие — одна из наименее изученных таксономических групп. Некоторые сведения о составе пищи определенных групп простейших были приведены в гл. 2. Многие, особенно глубоководные, виды питаются бактериями и детритом, однако подавляющее число представителей простейших, в том числе фораминиферы, живущие у поверхности радиолярии и тинтинниды, относятся преимущественно к растительноядным и питаются фитопланктоном. Хайнбокель и Бирс [576] показали, что тинтинниды могут потреблять более 20% суммарной первичной продукции, в то время как ранее Бирс и Стюарт [108] предполагали, что микрозоопланктон может поедать до 70% первичной продукции. Благодаря меньшей продолжительности генерации микрозоопланктон может составлять серьезную конкуренцию мелким ракообразным. Андерсон и др. [25] показали, что снабженная иглами фораминифера Hastigerina pelagica — хищник, а большинство не имеющих игл фораминифер — всеядные. В протоплазме многих радиолярий содержатся симбиотические водоросли. Большинство мелких голых инфузорий питаются в основном детритом и бактериями, однако некоторые более крупные инфузории — явные хищники. Имеется много данных, хотя в основном косвенных, в пользу того, что многие простейшие, особенно мелкие жгутиковые, живут за счет сапрозойного питания, поглощая из воды растворенное органическое вещество. Эффективность такого питания при обычном содержании органического вещества в морской воде неизвестна, возможно, некоторые простейшие просто дополняют таким образом свой рацион.

Хищные животные

Информация о рационах хищных форм многоклеточного зоопланктона более фрагментарна и ограничена, чем о рационах растительноядных, хотя общепризнано, что такие группы, как медузы, сифонофоры, щетинкочелюстные и гимносоматы, — исключительно хищные. Сложность определения объектов питания частично связана со значительным разнообразием пищи, которую потребляет большинство хищников. Многие виды по характеру питания — оппортунисты. Например, основным объектом питания щетинкочелюстных считаются копеподы. Для некоторых районов, например банки Джорджес и Северного моря, были сделаны попытки смоделировать

продукцию хищников на примере поедания калянуса сагиттой [1047]. Очевидно, что сагитты в очень большом количестве поедают копепод, но это лишь отражает обычное преобладание копепод в морском планктоне.

Щетинкочелюстные поедают многих других представителей зоопланктона. Рив [1126] показал, что у Майами копеподы, в первую очередь Acartia и Paracalanus, составлявшие 65—85% зоопланктона, служили основной пищей Sagitta hispida, в состав которой, однако, входили также науплии усоногих раков, личинки декапод и другие ракообразные, а также не относящиеся к ракообразным пищевые объекты. По данным Дейвида [318], антарктический вид Sagitta gazellae поедал в основном копепод, в том числе Calanus propinquus, Rhincalanus, Metridia и Pleuromamma, но использовал в пищу и других ракообразных (например, эвфаузиид и их личинок, амфипод) и щетинкочелюстных. Альвариньо [21] обобщила сведения о питании щетинкочелюстных и показала, что их пища состоит из различных ракообразных и личинок рыб, других щетинкочелюстных и медуз. Она приводит результаты Фернестин, в соответствии с которыми Sagitta enflata и S. hispida питаются копеподами, а также оболочниками, личинками рыб, сифонофорами, Lucifer и сагиттами; S. friderici поедала также гипериид, а S. hexaptera — Candacia. Поскольку, как показал Уикстед [1420], Candacia питается сагиттами, это подтверждает сложный характер пищевых отношений на высоких трофических уровнях. Сагитты питаются личинками рыб, но многие личинки рыб поедают щетинкочелюстных — еще один пример сложности пищевой сети [742, 743].

Рив [1126] обнаружил, что Sagitta hispida выбирает движущиеся жертвы, наблюдалась также некоторая размерная избирательность. Sagitta одинаково эффективно питается в темноте и на свету. Опыты Фигенбаума и Рива (гл. 2) показали, что искусственная стимуляция неподвижных ресничноподобных структур на теле сагитт, создаваемая вибрацией воды и моделирующая движение добычи, вызывала нападение на вибрирующую палочку. В естественных условиях чаще всего поедаются копеподы длиной более 1 мм. Когда предлагались науплии Artemia, относящиеся к двум размерным группам, Sagitta оказывала некоторое предпочтение более крупным жертвам. Было высказано предположение, что размеры выбираемых жертв увеличиваются с увеличением размера хищника. Позднее Рив и Уолтер [1131] подтвердили эту зависимость размера жертвы от размера хищника. В то время как самые младшие личинки выбирали добычу, средний размер (диаметр) которой составлял примерно 88 мкм, наиболее крупные старшие сагитты предпочитали организмы размером 250 и 400 мкм. Среди них может быть до некоторой степени развит и каннибализм.

Медузы, гребневики и сифонофоры — наиболее характерные представители хищного зоопланктона. Они интенсивно поедают копепод и других массовых представителей растительноядного зоопланктона, но это отражает многочисленность копепод. Многие из них поедают любой зоопланктон и, поскольку они могут потреблять

как растительноядный, так и хищный планктон, их частично можно отнести к хищникам второго порядка. Более точный анализ показывает, однако, что рацион некоторых видов ограничен. Например, гребневик Beroe cucumis питается Pleurobrachia, а по данным Камшилова [672], в водах СССР он питается исключительно другими гребневиками — Pleurobrachia, Mnemiopsis и Bolinopsis. Свонберг [1306] описал, как Beroe свирепо нападал на других гребневиков, прокусывая их ткани губными макроцилиями. Поедая лобатных гребневиков, Beroe могут уменьшать интенсивность выедания зоопланктонных ракообразных, поскольку некоторые рыбы (треска, скумбрия) питаются Beroe, возникает сложная система обратных связей. Свонберг показал, что присутствие Bolinopsis стимулирует плавание Beroe (хемокинез), но Beroe, видимо, может обнаруживать свою добычу и с помощью хемотаксиса. Плотные скопления Beroe могут уменьшать численность Bolinopsis. Хотя Beroe питается почти исключительно лобатными гребневиками, Свонберг наблюдал, как он нападал на Cestum veneris.

Как показали исследования Фрейзера [442], Pleurobrachia в отличие от описанного выше вида — безвыборочный хищник, питается в основном копеподами, которые вместе с некоторыми другими ракообразными составляют в шотландских водах более 80% ее рациона. Хотя Pleurobrachia поедает икру и личинок рыб, не они, по-видимому, составляют основу рациона. Другие данные о том, что Beroe питается гребневиками, были приведены в гл. 2 [203, 505, 507, 1455]. Хотя мнения относительно степени специфичности рациона видов рода Beroe несколько расходятся, все наблюдения, за исключением одного, в котором добычей служили сальпы, подтверждают, что они питаются исключительно другими видами гребневиков.

Хотя тентакулятные и лобатные гребневики часто, по-видимому, питаются безвыборочно, Рив и Уолтер [1134] сообщают о некоторых противоречащих друг другу наблюдениях. По данным Бишопа, Bolinopsis и Pleurobrachia выбирали мелких особей Pseudocalanus, хотя и Камшилов и Лебур считали их основной пищей сравнительно крупных особей Calanus. Кремер показал, что если в состав зоопланктона, которым кормили Mnemiopsis, входило много циклопоид и велигеров, то скорость его питания уменьшалась по сравнению с той, которая наблюдалась, когда в рационе преобладали копеподы и кладоцеры. Рив и Уолтер считают, что науплии усоногих плохо улавливаются тентакулятными гребневиками, хотя Mnemiopsis ими не брезгует. Количество пойманных животных может зависеть от относительной активности потенциальной зоопланктонной добычи. Хирота [603, 604] показал, что для успешного выращивания гребневика в культуре необходима серия живых личинок копепод, тщательно рассортированных относительно размера тела гребневика Pleurobrachia bachei. Добычу можно сортировать по способности к активному движению, так как активно движущиеся животные могут оторвать ловчие щупальца гребневика. В некоторые периоды тентакулятные гребневики могут переставать питаться и тогда их щупальца втягиваются, но лобатные формы, как Mnemiopsis, по-видимому, питаются почти не-

прерывно [1134] и при обилии зоопланктона их кишечник раздувается. Рив и Уолтер [1133] также отмечали, что такие планктонные хищники, как Sagitta hispida и Mnemiopsis mccradyi, способны в течение нескольких минут поглощать столько пищи, что ее хватает для удовлетворения суточной потребности.

Пятнистость планктона широко распространена в природе и считается, что успешное питание зоопланктона связано с нахождением богатых скоплений. Пищевое поведение этих хищников, по-видимому, особенно хорошо адаптировано к пятнистому характеру распределения планктона (см. ниже об Acartia tonsa). Исследования Харбайсона и др. [544] показали, что по крайней мере тепловодные гребневики используют разные механизмы питания независимо от хорошо известных различий между лобатными и тентакулятными формами и вида пищи (см. гл. 2). Поразительна разница между Lampea, которые питаются только сальпами, Leucothea, питающимися копеподами и сходными организмами, и Ocyropsis, потребляющими более крупных подвижных животных (эвфаузииды, мелкие рыбы, гиперииды и даже Beroe). По наблюдениям Лебур [742], большинство гидромедуз поедает планктонных ракообразных, личинок рыб и других медуз. Зеликман и др. [1454] показали, что Tiaropsis поедает Rathkea, хотя обе медузы питаются, по-видимому, практически безвыборочно. Некоторые гидроидные и сцифоидные медузы (например, Cosmetira, Aequorea, Cyanea и Chrysaora) могут поедать Pleurobrachia и других гребневиков. Расселл [1198] указывает на некоторые различия в рационах трех массовых видов Scyphozoa. Aurelia может поедать почти любые зоопланктонные организмы, копепод, амфипод и других ракообразных, яйца и некоторых меропланктонных личинок, птеропод, медуз Obelia и Phialidium, а также молодь разных рыб. Scyphozoa могут также поедать мелких гребневиков. Chrysaora менее всеядна, не потребляет копепод и других ракообразных, но поедает гидроидных медуз, сифонофор и гребневиков, а также Sagitta и Tomopteris, но ни Leuckartiara, ни Beroe в пищу не используются. Миллар [899] описал, как Chrysaora интенсивно поедает Mnemiopsis.

Сложность планктонной пищевой сети очевидна. Рацион Cyanea lamarckii, по-видимому, еще более ограничен. Хотя эфиры питаются копеподами, яйцами и медузами, взрослые особи поедают только медуз (особенно Phialidium, Cosmetira, Laodicea, Obelia и Steenstrupia) и некоторых мелких Beroe и Pleurobrachia. Некоторые медузы, например Neoturris pileata, в рацион не включаются, но гребневики поедаются очень регулярно. Состав пищи многих медуз, особенно обитающих в более открытых водах, по-видимому, малоизвестен. Хамнер и др. [537] привлекли, однако, внимание к производимому медузами опустошению, которое наблюдали аквалангисты. В условиях открытого моря длинные щупальца медузы могут прочесывать очень большой объем воды. Например, крупный вид Aequorea с щупальцами длиной до 2 м поедает множество сальп. Состав пищи очень крупных глубоководных медуз Stygiomedusa [1202] и Deepstaria [1197] не изучен. Будучи хищными животными, они, вероятно, питаются в основном очень малочисленным в глубинах океана зоо-

планктоном. Возможно, скорости их роста и, что еще важнее, обмена могут быть очень низкими.

О пищевых потребностях глубоководных видов Trachylina, Periphylla и Atolla, а также сифонофор, населяющих глубины океана, также почти ничего не известно. Пью [1081] на основании наблюдений Биггса установил, что сифонофоры обычно питаются разнообразным зоопланктоном — от науплиев копепод до десятиногих ракообразных и мелких рыб. Бьери [129, 130], однако, показал четкое разделение трофических ниш у трех видов сифонофор (Velella, Porpita и Physalia), обитающих в нейстоне. Velella питалась в основном икрой рыб и мелкими личинками ракообразных и только примерно 10% ее пищи составляли копеподы. Рацион Porpita состоял в основном из хищных каляноид, в том числе Euchaeta marina, и таких крупных активных понтеллид, как Labidocera acuta. На долю этих хищных копепод приходилось около 90% рациона, остальное — мегалопы крабов и рыбы. Разделение трофических ниш относится также к Physalia. Бьери пришел к выводу, что Physalia питаются в основном рыбой. Как уже отмечалось, этих сифонофор поедают некоторые пелагические гастроподы. По данным Бьери, в нейстоне указанными выше тремя видами сифонофор питаются Janthina, Glaucus и Fiona. В этом случае их следует считать хищниками по крайней мере третьего порядка. Байер [93] подтвердил, что Janthina питается этими тремя видами сифонофор; он установил также, что Glaucus и Fiona поедают Velella.

Экономическое значение рыб, вероятно, стало причиной относительно большого количества данных о рационах их личинок. Хотя на очень ранних стадиях развития личинки могут поедать в небольшом количестве фитопланктон, в подавляющем большинстве случаев личинки рыб после абсорбции желточного мешка начинают питаться как хищники [741], при этом избирательность у многих видов также, по-видимому, невысока. Так, личинки рыб питаются в основном копеподами, поскольку эти ракообразные очень многочисленны. Однако размеры добычи также имеют большое значение. Например, Виборг показал, что личинки трески разного возраста избирательно питаются разными видами и возрастными стадиями копепод и избирательность частично зависит от ширины рта и глотки личинок. Личинки трески, кроме копепод, захватывали эвфаузиид, личинок декапод и других ракообразных [1412, 1413, 1414]. Иногда поедались личинки других рыб. Любая избирательность зависела в первую очередь от размеров жертв.

Лебур [738, 740], изучавшая состав пищи личинок нескольких видов костистых рыб, отмечала, что по окончании краткого периода, во время которого поедается фитопланктон, пища личинок состоит из массовых видов копепод, в основном Pseudocalanus, Temora, Acartia, Calanus и Oithona. Если были доступны кладоцеры, они охотно поедались, то же самое относилось к науплиям балянусов и личинкам моллюсков. Рацион зависел в основном от обилия кормовых объектов, однако проявлялась и некоторая избирательность: размер выбираемой жертвы зависел от размера рта и самой личинки. Есть

некоторые данные, указывающие на существование дополнительной избирательности. Лишь немногие личинки декапод поедались молодью рыб, а амфиподы вообще не входили в состав пищи, хотя и были доступны. Марак [827] пришел к выводу, что у личинок тресковых — трески, пикши и сайды — почти нет пищевой избирательности, за исключением размерной. Мелкие личинки существуют в основном за счет личинок копепод, более крупные послеличиночные стадии — за счет взрослых копепод, а самые крупные послеличиночные стадии могут питаться молодью эвфаузиид и амфипод, а также копеподами. В пищу использовались Centropages, Pseudocalanus, Paracalanus, Calanus, Temora и Tortanus, поскольку они имели подходящий размер, и личинки рыб поедали наиболее массовые виды. По данным Расселла [1199], в британских водах по окончании начального периода питания водорослями личинки рыб потребляют в основном копепод, но поедают и других ракообразных, а также личинок моллюсков, сагитт и другой зоопланктон. Иногда поедаются медузы. В частности, Виборг [1417] сообщил, что ими иногда питается пикша.

Харди [548] на примере сельди показал, что пищевые потребности личинок рыб изменяются с возрастом. На очень ранней стадии вслед за периодом питания фитопланктоном личинки сельди поедают в основном личинок моллюсков и молодь копепод, особенно науплиев. По мере роста личинок сельди личинки моллюсков заменяются Pseudocalanus. Более старшие послеличиночные стадии потребляют этих и несколько более крупных копепод (например, Temora), одна-

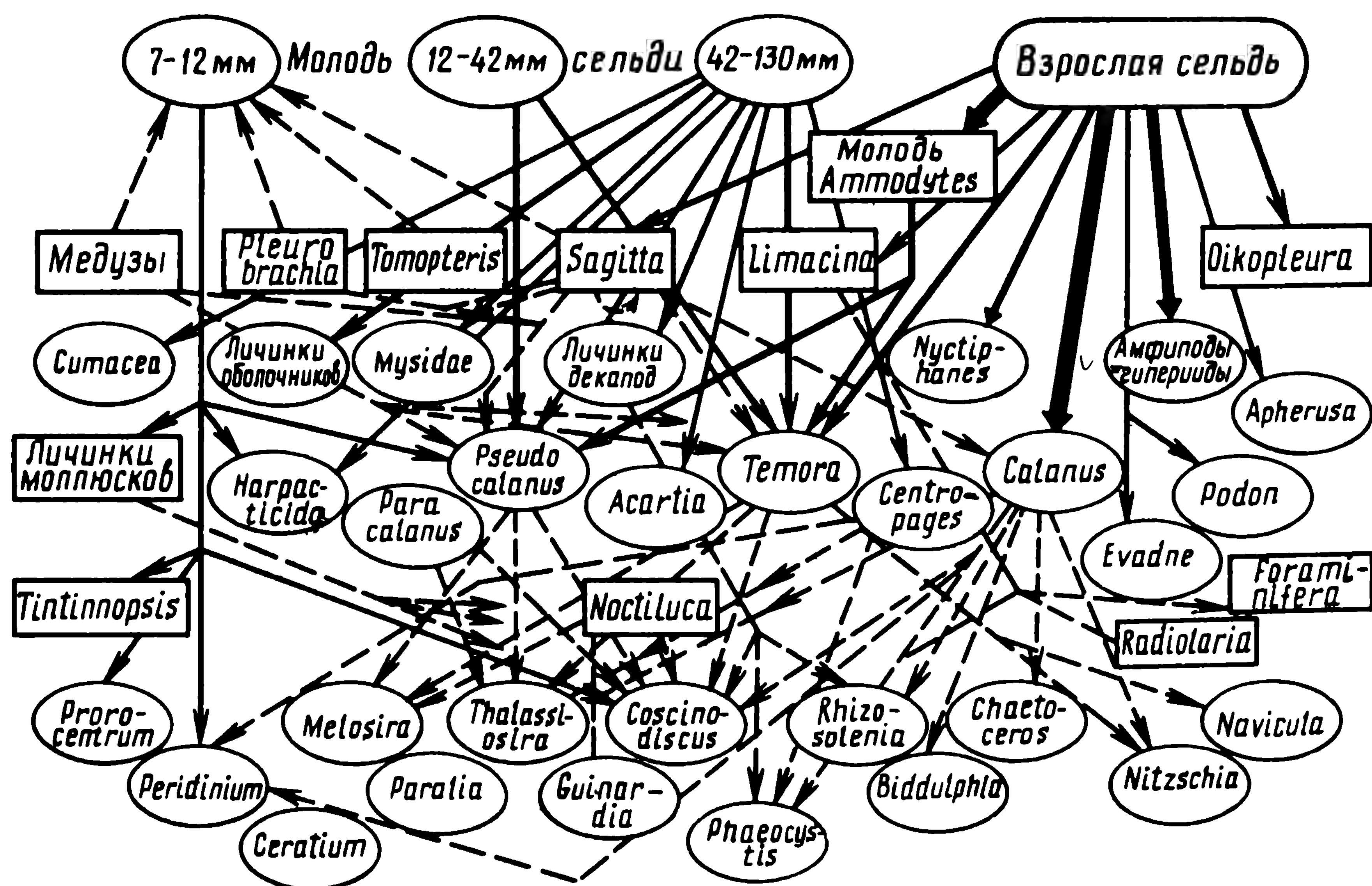


Рис. 6.3. Пищевые объекты сельди [548]

ко их рацион разнообразен и включает сагитт, мизид, личинок декапод и другие виды (рис. 6.3).

При избирательном питании может быть важен не только размер добычи, но и другие факторы. Особое значение приобретает уязвимость зоопланктона по мере перехода животных к хищному способу питания. Розенталь и Хемпель [1173] описывали, как с возрастом личинки сельди все активнее обнаруживают подходящую добычу, особенно визуально, и становятся быстрыми пловцами. Более высокая маневренность и координация позволяли личинкам эффективнее ловить обнаруженную добычу. Есть разница между наличием предположительно достаточной биомассы планктона и способностью личинок рыб поглощать достаточно пищи при данной ее плотности. При кормлении молоди лосося зоопланктоном [750, 1019] она обычно выбирала (отбирала) более крупных копепод Calanus plumchrus, а не Pseudocalanus. В качестве пищи предлагались два вида копепод и эвфаузиид. При питании Calanus, когда масса жертв составляла 20 г/м^3, молодь лосося поедала около 30 мг (сырой массы) в час, при питании эвфаузиидами — менее 20 мг/ч, а при питании Pseudocalanus — всего около 0,3 мг/ч. Таким образом, при соответствующих значениях численности жертв молодь рыб может получать достаточное для поддержания жизни количество пищи при питании Calanus, в то время как при питании только Pseudocalanus оно не достигалось, даже когда плотность добычи увеличивали до 90 г/м^3.

При питании эвфаузиидами Euphausia pacifica лососи легко могли добыть достаточное количество пищи, хотя Calanus — более подходящая пища (рис. 6.4). При питании Microcalanus рыбы получали требуемое количество пищи при относительно высоких значениях численности добычи медленнее, чем когда им предлагался Calanus, хотя достаточное количество пищи могло быть получено при умеренно низкой биомассе Microcalanus. Парсонс и Лебрассер показали, что, когда рыбам предлагался разнообразный зоопланктон, мальки лосося избирательно питались копеподами длиной 2—4 мм, менее охотно брали более мелких копепод и отрицательно относились к прочей пище. Предварительные опыты с личинками рыб (Ammodytes и Hexagrammus) показали, что они предпочитали добычу размером 0,5—1,5 мм, при этом зоопланктон был представлен копеподами Microcalanus, Oithona и Pseudocalanus, а также науплиями более крупных видов.

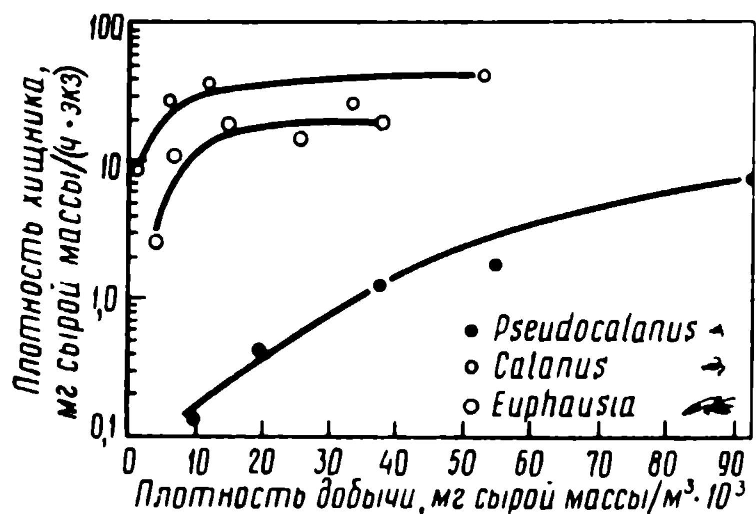


Рис. 6.4. Рационы молоди горбуши при разных концентрациях добычи [1021]

Известны, однако, некоторые примеры более высокой избирательности у личинок рыб. Личинки камбалы (Pleuronectes platessa) на ранней стадии развития поедают фитопланктон, а позднее становятся хищными и, повидимому, питаются в основном науплиями копепод и личинками моллюс-

ков. Шелбурн [1254, 1255] показал, что, хотя науплии копепод и поедались, предпочиталась Oikopleura. Исследования показали, что личинки североморской камбалы питались исключительно Oikopleura. В то время как мелкие личинки были вынуждены питаться мелкой добычей (на что указывают размеры Oikopleura в фекальных комочках), более старшие личинки поедали добычу довольно разнообразного размера, но, по-видимому, отдавали явное предпочтение более крупной добыче. Райленд [1205] подтвердил важную роль Oikopleura в рационе личинок камбалы, однако они также поедали Fritillaria. Личинки Ammodytes, особенно старшие стадии, также поедают аппендикулярий, хотя их рацион несколько разнообразнее. Несмотря на то что рацион личинок североморской камбалы ограничен, они могут расти, питаясь другой животной пищей. В качестве кормовых объектов для младших стадий с успехом использовали смесь личинок усоногих и науплиев Artemia, а для метаморфизирующих камбал — более крупных Artemia [1257]. Хоуэлл [620] выкармливал личинок камбалы коловраткой Brachionus.

Многие виды рыб в течение короткого времени питаются планктонными водорослями, а затем становятся хищниками, но некоторые пелагические рыбы, например перуанский и аргентинский анчоусы, на самых младших стадиях, когда жаберные тычинки расставлены относительно редко, питаются зоопланктоном, а во взрослом состоянии переходят преимущественно на растительную пищу.. У взрослых особей жаберные тычинки образуют более тонкий фильтр [236, 1169]. Кутталингам [722] показал аналогичные изменения типа питания с возрастом у некоторых индийских рыб, которые во взрослом состоянии питаются планктоном.

Точных данных о многих, в основном хищных, таксономических группах зоопланктона очень мало, за исключением общего положения о том, что животные-хищники имеют широкий спектр питания, поедая все доступные им объекты (например, пелагические полихеты и немертины). Широко распространенная планктонная полихета Tomopteris может быть отнесена к хищникам второго порядка; Сущевский [89] наблюдал, как она питалась, высасывая Sagitta. Декаподы считаются в основном хищниками, хотя на ранних стадиях они часто растительноядны, а позднее личинки постепенно становятся всеядными. Омори [991, 993] показал, что Sergestes lucens — в основном хищники, и хотя в их кишечниках иногда встречаются детрит и диатомовые, они питаются в основном копеподами, в том числе таким хищным видом, как Euchaeta marina, а также эвфаузиидами и их личинками, другими декаподами и некоторыми сагиттами. Sergestes similis поедал в основном Calanus pacificus и Metridia pacifica — доминирующие виды копепод в верхней мезопелагиали. Поедалось также разлагающееся органическое вещество.

Омори описывает некоторые различия в рационах животных в зависимости от глубины их обитания. Например, Lucifer в мелких прибрежных водах потреблял некоторые водоросли (Trichodesmium); Sergestes spp. и Pasiphaea на глубине приблизительно 100 м поедали главным образом растительноядных копепод; Acanthephyra spp. и

Systellaspis debilis, живущие глубже 150 м, питались остракодами, декаподами и Cyclothone. Кроме того, они собирали опускающиеся из верхних слоев фекальные комочки. Батипелагические виды (например, Bentheogennema borealis) поедают хищных копепод, щетинкочелюстных, остракод и медуз, а также частицы детрита. Виноградов [1392] отмечает изменения типов питания животных с глубиной и приводит общие закономерности. В самых верхних слоях доминируют фильтраторы; до 500 м встречаются животные с различным типом питания; в зоне 1500—3000 м относительно многочисленны хищники; в слое 3000—4000 м наряду с хищниками встречается много эврифагов; вблизи дна доминируют эврифаги. Виноградов и Парин [1394] предполагают, что в тропической части Тихого океана слои обитания отдельных групп хищников чередуются.

Амфиподы также обычно считаются хищниками. Кейн [675] предположила, что Parathemisto может поедать и мертвые, и живые ткани животных, а Коновер [262] кормил Hyperia и Parathemisto живым и мертвым планктоном. По данным Делла Кроче [339], Anchylomera питались Penilia. Состав пищи глубоководных Lanceolidae изучен слабо, но Боумен и Грюнер [182] считают, что они питаются тканями глубоководных сифонофор и медуз. Хотя пищевые отношения в ассоциациях между живущими вблизи и на самой поверхности видами гипериид и различными представителями «студенистого» зоопланктона (медузы, гребневики, сифонофоры, сальпы) точно неизвестны, несомненно, многие гиперииды питаются тканями тех животных, с которыми они ассоциированы. Степень ассоциации видоспецифична, а также зависит от стадии развития и других факторов. Так, Боумен и Грюнер [182] приводят наблюдения Лаваля, который установил, что Lestrigonus schizogeneios и Bougisia ornata, ассоциированные с Phialidium, делили пищу с медузами, когда ее было достаточно, но питались тканями медуз, когда пищи не хватало.

Самка Vibilia переносит каждую молодую стадию из своего марсупиума в сальпу. Личинка проникает внутрь и питается тканями до тех пор, пока не становится планктонной. Молодь Phronima sedentaria также частично питается тканями сальпы, которая образует вокруг нее защитный «бочонок». Рационы взрослых Phronimidae почти не изучены [1260]. Хотя в кишечниках этих животных иногда содержится фитопланктон, он не может захватываться непосредственно, а структура конечностей, по-видимому, не позволяет животным питаться фильтрационным способом. На основании анализа ротовых частей и особенностей поведения Phronimidae Ши предположил, что эти гиперииды, вероятно, всеядны. Мейдин и Харбайсон [816] показали, что Vibilia питается пищей, собранной сальпой, с которой она ассоциирована, но большинство гипериид поедает некоторые ткани хозяина (см. гл. 2). Однако не вызывает сомнений, что некоторые гиперииды используют медуз, гребневиков и других планктонных животных в основном как субстрат, на котором они могут перемещаться в планктоне, но иногда они свободно плавают в толще воды. Такие формы, как Parathemisto и многие Oxycephalidae, — значительно более активные пловцы и питаются гребневиками [544].

Репелен [1141] показал, что сифонофоры и медузы составляют большую часть рациона амфипод (см. гл. 2).

Шидер и Эванс [1252] подтвердили хищный характер питания Parathemisto gaudichaudi. Небольшое количество фитопланктона, иногда обнаруживаемое в их кишечниках, поступает из пищеварительного тракта съеденного ими растительноядного зоопланктона. В отличие от многих гипериид Parathemisto — хищник с очень широким спектром питания. Особенно интенсивно он поедает крупных копепод, но не отказывается и от другого зоопланктона, включая более мелких копепод, сагитт, личинок декапод, эвфаузиид и личинок рыб. В определенное время года в большом количестве могут поедаться личинки рыб. Не используются в пищу лишь немногие виды, в том числе Clione и Tomopteris. Могут поедаться также несколько видов гидроидных медуз; из полевых наблюдений известно, что по крайней мере одна медуза — Aequorea — в определенные сезоны поедается в довольно большом количестве. Parathemisto часто остаются на поверхности тела медуз после поедания некоторого количества их тканей, что напоминает ассоциации других гипериид. Scyphozoa не поедались. Тип жертв зависел от размера тела гипериид, однако интенсивность их питания изменялась по сезонам. Обычно более мелкие летние животные питаются со скоростью приблизительно в 15 раз больше той, которая наблюдается зимой, но летом активно питается только половина популяции, а зимой — вся. Шидер и Эванс предполагают, что кишечник Parathemisto очень упрощен по сравнению с кишечником других амфипод. Особенно характерно отсутствие в переднем отделе преджелудочной мастикаторной камеры с хитиновыми гребнями, шипами и пилорической фильтрующей камерой. Вместо этого имеется большой желудок всего с одной парой пищеварительных отростков. Такой простой кишечник явно типичен и для других гипериид, и это может быть связано с тем, что они питаются в основном студенистым зоопланктоном.

Гетероподы — исключительно хищники. Некоторые виды поедают сагитт, а также копепод и другой зоопланктон, в том числе личинок рыб, гребневиков, сифонофор и различных пелагических гастропод, но предпочитаемая пища, по-видимому, сальпы (см. гл. 2). По данным Хамнера и др. [537], гетероподы выслеживают свою добычу визуально, лежа при этом на спине и обнаруживая таким образом силуэт жертвы.

Хотя для большинства представителей хищного зоопланктона характерен широкий спектр питания, существуют виды с высокой избирательностью (например, Beroe, личинки Pleuronectes). В качестве примера избирательности можно привести питание гимносоматы Clione limacina, широко распространенной в очень холодных полярных и умеренных бореальных морях. Уссинг [1376] установил, что в полярных водах Clione потребляет в основном раковинных птеропод. По данным Милейковского [896], Clione питается исключительно Limacina (Spiratella): в полярных водах — арктическим видом L. helicina, а в бореальных — умеренным видом L. retroversa. Молодые велигеры Clione — растительноядные и питаются фитопланкто-

ном. Явная специфичность текосомат (раковинных птеропод) как объектов питания определенных видов гимносомат (голых птеропод) относится, по-видимому, и к другим гимносоматам. Лалли [724] предположила, что гимносоматы — хищники с высокой избирательностью, питающиеся текосоматами. В качестве примера она называет Pneumoderma, питающуюся Cavolinia, и приводит данные Сенц-Браконно о том, что Pneumodermopsis paucidens питается только двумя видами рода Creseis; даже текосомата Cavolinia не поедается. Еще один пример — Spongiobranchaea australis, которая питается исключительно Clio [271].

Анализ поведения и механизмов питания Clione показывает, что в процессе эволюции у него выработался тип крайне избирательного питания. Весь аппарат питания гимносомат специально приспособлен для того, чтобы схватить добычу и извлечь все органическое содержимое, оставив одну раковину. В процессе питания используется тщательно отработанный метод ориентирования пойманной добычи. Процессы пищеварения и ассимиляции у Clione характеризуются высокой эффективностью, они могут довольно долго переносить отсутствие пищи, но в периоды, когда Limacina образует скопления, интенсивность питания достигает максимума. Clione выбирает жертв в зависимости от их размера. Таким образом, очевидная невыгодность исключительно узкой пищевой специализации, не позволяющей Clione (и другим гимносоматам) использовать в пищу весь зоопланктон, по-видимому, компенсируется очень высокой эффективностью питания (см. ниже). Paedoclione, по-видимому, потребляет ту же пищу, что и Clione [724, 726]. Их трохофоры растительноядны, но развиваются во взрослых животных — высокоспециализированных хищников. Взрослые особи, однако, неотенические, и их размеры и период высокой численности позволяют избегать прямой конкуренции с Clione за доступных им более мелких Limacina.

Явных различий между трофическими отношениями крупного зоопланктона (макропланктона) и мелких микронектонных рыб и головоногих не существует. Большинство микронектонных рыб обитает днем на глубине 600 или 800 м; к ним относятся мелкие гоностоматиды, рыбы-топорики и, главное, миктофиды. Эти рыбы — планктоноядные, поедают преимущественно копепод, эвфаузиид, амфипод и щетинкочелюстных, а также мелких кальмаров и птеропод, возможно, сифонофор и медуз. Многие из этих океанических рыб совершают значительные суточные вертикальные миграции, хотя рыбы-топорики перемещаются на относительно небольшие расстояния. Маршалл [836, 837] пришел к выводу, что эти миграции необходимы миктофидам, чтобы они могли получать в поверхностных слоях необходимое количество пищи.

Среди прочих представителей нектона некоторые головоногие используют, по-видимому, миграции и «трофическую лестницу» (см. гл. 5), чтобы питаться вблизи поверхности. Некоторые мелкие виды, например Cranchia, населяют верхние слои вместе с молодью отдельных обитающих глубже видов, но другие мигрируют с проме-

жуточных глубин [482]. Многие головоногие поедают зоопланктон, в том числе крупных копепод, декапод и других ракообразных, а также птеропод. Несис [977] показал, что молодь кальмара Gonatus fabricii питается планктоном (копеподами, эвфаузиидами, амфиподами и сагиттами) и с увеличением размеров кальмаров размер добычи также увеличивается. Миллимен и Манхейм [901] упоминают об ассоциациях животных, в которые, по-видимому, входили креветки-сергестиды, кальмары и миктофиды, которые совершали вертикальные перемещения. Миграции, возможно, имеют отношение к питанию (см. гл. 5). Сергестиды могут выступать в пищевых сетях как хищники среднего звена. Омори [991] описывал выраженные вертикальные миграции Sergestes lucens с дневной глубины более 200 м к поверхности ночью. Они питаются зоопланктоном (см. выше), и рыбы по меньшей мере двух видов — Diaphus caeruleus и Gephyroberyx japonicus — сопровождают их при миграциях и очень активно поедают. Вертикальные миграции растительноядного и хищного зоопланктона, а также животных со смешанным характером питания могут играть важную роль в эффективности использования основной первичной продукции во всех океанах [425, 1099, 1388, 1393].

В отличие от таксономических групп зоопланктона с исключительно хищным способом питания группы с преимущественно растительноядным способом питания включают копепод, кладоцер, эвфаузиид, вероятно, остракод и некоторых других ракообразных наряду с аппендикуляриями, сальпами и раковинными птероподами. Личинки большинства таких донных беспозвоночных, как велигеры, трохофоры, науплии, а также плутеусы и другие личинки иглокожих, питаются фитопланктоном, хотя большинство личинок декапод на более поздних стадиях развития становится, по крайней мере частично, хищниками. Многие голопланктонные животные на младших стадиях развития также питаются водорослями. Видимо, правильнее называть эту группу зоопланктона «фильтраторами», а не растительноядными, поскольку значительная часть видов, а возможно почти все, могут в какой-то степени поедать неживое вещество и таких мелких животных, как простейшие.

Преимущественно растительноядные животные

Хотя основные таксономические группы, особенно копеподы и эвфаузииды, считаются в основном фильтраторами, в их состав входит много видов, которые определенно всеядны, а также многочисленные хищные формы. Для удобства все они описаны в этом разделе еще и потому, что пищевое поведение некоторых видов может изменяться.

Copepoda. Копеподы, несомненно, наиболее часто изучаемая таксономическая группа растительноядных животных. Уже в самых ранних исследованиях широко признавалась связь копепод с вспышками цветения диатомовых, особенно в приполярных районах. Дакин, Эстерли и Маршалл были среди первых исследователей, которые показали, что диатомовые составляют основную пищу мно-

гих копепод, но могут поедаться и различные другие представители фитопланктона. Дакин [311] отмечал в кишечниках Calanus finmarchicus фитопланктон, в основном диатомовые, а также перидиниевые и неидентифицированные микроводоросли. Однако Эстерли [376] на основании анализа Gaidius и Undeuchaeta показал, что вместе с фитопланктоном в содержимом кишечников обнаруживались остатки копепод, что указывает на смешанный характер питания. Беклемишев [109] исследовал содержимое кишечников нескольких видов каляноид — Calanus spp. и Eucalanus bungii — в водах северной части Тихого океана. Диатомовые доминировали в рационах животных из более северных вод, причем важное значение имели многие крупные виды диатомовых. Крупные клетки перед заглатыванием частично разрушаются, но более мелкие диатомовые поедаются целиком. Получены доказательства, что относительно глубоко обитающие копеподы Gaidius sp. и Gaetanus minor поедают также таких крупных диатомовых, как Coscinodiscus oculusiridis. По данным Беклемишева, в более тепловодных районах значительную часть рациона копепод составляли Exuviaella, кокколитофориды и перидиниевые. Динофлагелляты и другие жгутиковые также играют важную роль в питании животных в умеренных водах летом, когда численность диатомовых уменьшается.

Конкуренция за доступный фитопланктон, особенно в более олиготрофных районах океана, как субтропики, может частично ослабляться путем разделения фильтраторов по размерному спектру пищевых частиц. Фаунистические группы со сходными потребностями в фитопланктоне могут разделяться также и по вертикали. Виноградов [1392] показал, что в северной части Тихого океана, где фитопланктон сравнительно многочислен, доминирующие виды копепод Calanus cristatus, C. plumchrus и Eucalanus bungii питаются практически одной и той же пищей. Так, из 31 вида диатомовых, представляющих собой основной объект питания животных, 15 были найдены в желудках всех трех видов и 10 — двух видов копепод. Однако прямая конкуренция между видами несколько ослаблялась благодаря различиям в вертикальном распределении трех видов копепод, явно выраженным летом и особенно осенью, когда количество пищи ограничено, но почти незаметным весной, когда пищи много. Pseudocalanus, по данным Виноградова, частично избегал конкуренции, поедая, как правило, более мелких диатомовых.

По-видимому, нет оснований сомневаться в том, что Pseudocalanus minutus — почти исключительно растительноядный вид, хотя в его кишечниках изредка и обнаруживали остатки ракообразных. В более ранних исследованиях в качестве объектов питания называли не только диатомовых (Coscinodiscus, Thalassiosira, Chaetoceros), но и жгутиковых, в том числе кокколитофорид. В обзоре Коркетта и Макларена [275] указывается, что обладающий длинными иглами Ceratium и такие образующие цепочки колючие диатомовые, как Chaetoceros, могут потребляться менее охотно, хотя, согласно наблюдениям Пуле [1067], цепочки Chaetoceros поедаются животными. Мелкие водоросли, как Exuviaella, часто составляют значительную

часть рациона. Коркетт и Макларен анализировали работу Загородней о черноморском Pseudocalanus, в которой было показано, что из 50 поедаемых им видов фитопланктона, в основном диатомовых и динофлагеллят, предпочтение отдавалось Exuviaella, Coccolithus huxleyi и диатомовой водоросли Cyclotella caspia, но диатомовые, учитывая их численность, обычно играли более важную роль, чем динофлагелляты.

Однако основная избирательность при питании базируется, по-видимому, на размерах частиц. Основной вывод состоит в том, что копеподиты и взрослые самки выбирают мелкие водоросли, в основном мельче 10 мкм. Пуле [1066, 1067], подробно изучавший размерную избирательность при питании Pseudocalanus, показал, что диапазон диаметров отфильтровываемых частиц очень широк — от менее 4 до более 100 мкм, однако мелкие частицы (менее 25 мкм) поедались, когда они составляли примерно половину общего количества, а более крупные — если они были столь же или даже более концентрированы. С определенными ограничениями Pseudocalanus, по-видимому, питался теми частицами, концентрация которых была максимальна. Есть, однако, указания на то, что частицы размером менее 10 мкм поедались менее эффективно, хотя Пуле [1069] показал, что младшие копеподиты поедали частицы размером менее 10 мкм более эффективно, чем взрослые животные.

Беклемишев [109] сообщил, что почти у всех явно растительноядных животных Тихого океана в кишечниках может содержаться некоторое количество остатков животных, особенно зимой. Эти выводы согласуются с более ранними наблюдениями в Атлантическом океане, согласно которым строго растительноядный Calanus finmarchicus может поедать животную пищу, когда водорослей недостаточно. То же самое, вероятно, справедливо для Pseudocalanus, Paracalanus, Calocalanus и многих других. Муллин [941] описывает Calanidae и Eucalanidae (Eucalanus и Rhincalanus) как растительноядных копепод, которые могут поедать некоторое количество животной пищи. Наиболее подробно изучен рацион Calanus finmarchicus, который питается разнообразными диатомовыми, в том числе некоторыми из таких наиболее крупных форм, как Coscinodiscus и Ditylum brightwelli [845]. Он также охотно поедает мелкие виды рода Chaetoceros и особенно Skeletonema costatum, которая в таких бореальных водах, как Ферт-оф-Клайд, считается одним из наиболее массовых весенних видов. Calanus может поедать даже очень мелкую водоросль Nitzschia closterium var. minutissima (= Phaeodactylum). Харви [1976] предположил, однако что Calanus проявляет определенную избирательность, при этом предпочтение отдается более крупным видам и осветляется больший объем воды. Calanus может также питаться динофлагеллятами. Полевые наблюдения и лабораторные опыты показали, что калянусы охотно используют в пищу такие виды, как Prorocentrum, Peridinium, Gymnodinium и Syracosphaera, однако при питании возможна некоторая избирательность.

Маршалл обнаружила, что кремнежгутиковые водоросли и кокколитофориды не играют заметной роли в рационе животных и очень

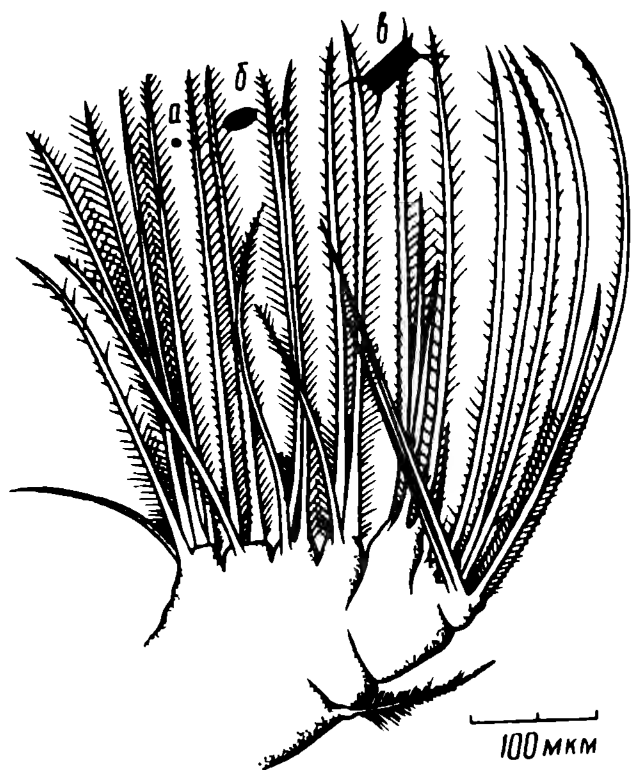


Рис. 6.5. Левая максилла Calanus helgolandicus относительно размеров трех видов водорослей:
а — Nannochloris oculata; *б* — Syracosphera elongata; *в* — Chaetoceros decipiens [847]

многочисленный в морях Ceratium редко поедается калянусом. Как показали Раймонт и Гросс [1104], такие мелкие жгутиковые, как Dicrateria, Pyramimonas и Chlamydomonas, входящие в состав нанопланктона, поедаются калянусом, хотя получаемое от нанопланктона количество пищи может быть небольшим. Уссинг [1376] на основании анализа расстояния между щетинками на ротовых конечностях пришел к выводу, что организмы диаметром менее 4—5 мкм могут проходить через фильтрующий аппарат животного; по данным Маршалл и Орра [845], этот диаметр составляет 2—3 мкм. Маршалл [841] предположила, что при относительно высоких концентрациях пищи, используемых в опытах по питанию, сеть щетинок может частично забиваться. Очень мелкие водоросли (например, Nannochloris oculata), возможно, не захватываются (рис. 6.5) калянусом, вероятно, даже более крупный нанопланктон не играет важной роли в качестве источника пищи [121] (табл. 6.1).

Муллин [940] исследовал четыре вида рода Calanus, в том числе C. finmarchicus и C. helgolandicus, с точки зрения избирательности их питания, использовав восемь видов фитопланктона. Формы с более крупными клетками поедались быстрее, когда животным скармливалась смесь мелких и крупных видов, т. е. предпочтение отдавалось более крупным клеткам. В опытах со смесью из пяти видов нанопланктон составлял менее 6 % рациона.

Даже в такой важной группе растительноядных животных, как копеподы, многие виды которых доминируют среди животных, питающихся фитопланктоном, на широких пространствах океана, встречаются хищные виды. Эстерли [376] обнаружил многочисленные остатки копепод в кишечнике копеподы Scolecithrix (Scottocalanus) persecans. Строение ротовых частей таких глубоководных семейств копепод, как Aeteidae, Arietellidae, Augaptilidae и Euchaetidae, дает основания считать, что они включают много всеядных или хищных видов (см. гл. 2). Режущие мандибулы, грубые щетинки, протыкающие и удерживающие шипы на максиллах и хватательные максиллипеды у такого глубоководного рода, как Pareuchaeta, связаны с его хищным образом жизни [157]. По данным Уссинга [1376], такие глубоководные виды копепод, как Bathycalanus, Megacalanus и Valdiviella, питаются почти исключительно животной пищей. Они живут за счет других копепод, в особенности тех, которые обычно опускаются из верхних слоев. Хардинг [547] ссылается на работу советских исследователей, которые показали, что 15 из 19 глубоководных видов копепод относятся к хищникам. Нет сомнений,

Таблица 6.1. Вклад водорослей в состав пищи и скорости фильтрации зоопланктона [668]

Зоопланктон	Водоросли в суспензии	Скорость фильтрации, мл/(сут · экз)	Источник
Морские виды			
Calanus finmarchicus, V+VI	Ditylium, 50×100 мкм	170—240	[561]
	Lauderia, 30 мкм	50—100	
	Chaetoceros	0	
Calanus finmarchicus, V	Chlamydomonas, 7×12 мкм	100	[473]
Calanus finmarchicus, IV		50	
Calanus finmarchicus, III		29	
Calanus finmarchicus и самки C. helgolandicus	Жгутиковые крупнее 10 мкм	Макс. 84	[850]
	Диатомовые крупнее 10 мкм	Макс. 43	
C. finmarchicus, III науплиальная стадия	Водоросли крупнее 10 мкм	Макс 1,0	[847]
C. finmarchicus, IV науплиальная стадия		Макс. 1,2	
C. finmarchicus, V науплиальная стадия		Макс. 1,7	
C. finmarchicus, VI науплиальная стадия		Макс. 2,0	
C. finmarchicus, I копеподитная стадия		Макс. 2,8	
C. finmarchicus, II копеподитная стадия		Макс. 6,4	
C. finmarchicus, III копеподитная стадия		Макс. 9,2	
Calanus finmarchicus, V		128—7018, в среднем 2850*	[307]
Calanus finmarchicus, V	Природный фитопланктон	60	[301]
C. helgolandicus		16—50, в среднем 30; зима**	[291]
		10—75, в среднем 50; лето	
Pseudocalanus minutus, самки	Жгутиковые крупнее 10 мкм	9	[851]
Centropages hamatus, VI	Chlamydomonas, 7×12 мкм	13	[473]

Таблица 6.1. Вклад водорослей в состав пищи и скорости фильтрации зоопланктона [668]

Продолжение

Зоопланктон	Водоросли в суспензии	Скорость фильтрации, мл/(сут·экз)	Источник
Centropages hamatus, самки	Жгутиковые крупнее 10 мкм	Макс. 15	[851]
	Диатомовые крупнее 10 мкм	Макс. 2,7	
Temora longicornis, VI	Chlamydomonas, 7×12 мкм	8	[473]
Temora longicornis, самки	Жгутиковые крупнее 10 мкм	Макс. 16	[851]
	Диатомовые крупнее 10 мкм	Макс. 18	
Temora longicornis, самки	Skeletonema costatum, цепочки	Макс. 27, в среднем 6,5	[121]
Temora longicornis, самки	Skeletonema costatum, цепочки	150	[301]
Acartia clausi, самки	Жгутиковые крупнее 10 мкм	Макс. 9	[851]
	Диатомовые крупнее 10 мкм	Макс. 2,7	
Metridia lucens, самки	Жгутиковые крупнее 10 мкм	Макс. 1,3	
	Диатомовые крупнее 10 мкм	Макс. 0,4	
Oithona similis, самки	Жгутиковые крупнее 10 мкм	Макс. 0,02	
	Диатомовые крупнее 10 мкм	Макс. 0	
Пресноводные виды			
Diaptomus gracilis и D. graciloides	Chlorococcus, около 6 мкм	4,1 (370 мл/мг сухой массы)	Маловицкая и Сорокин, 1961
Diaptomus graciloides	Природный фитопланктон	1—3 (200 мл/мг сухой массы)	Nauwerck, 1959

* Оценки, выполненные на основании полевых наблюдений.

** Рассчитано как объем воды, который должен быть профильтрован для извлечения достаточного количества аминокислот из взвеси для удовлетворения пищевых потребностей голодных копепод.

что такие глубоководные формы могут дополнять свой рацион, поедая трупы и фекалии. Относительно грубые щетинки таких копепод также свидетельствуют о том, что они, видимо, неспособны поедать много фитопланктона или других пищевых частиц мелкого размера [262]. Лабораторные опыты подтверждают, что Euchaeta не питается фитопланктоном. Многие другие глубоководные и довольно широко распространенные роды (например, Metridia, Pleuromamma, Euchirella) также считаются частично хищниками. Хак [540] кормил Metridia смесью из мелких и крупных диатомовых и жгутиковых с добавлением науплиев Artemia. Помимо того что выбирались наиболее крупные клетки, Metridia и особенно M. lucens. заметно предпочитали животную пищу [941]. Смешанный рацион, по-видимому, удовлетворяет пищевые потребности Metridia. Беклемишев также обнаружил смешанную пищу в содержимом кишечников Metridia pacifica и M. ochotensis.

Опыты Муллина [941], проведенные на борту судна в Индийском океане, уже упоминались при рассмотрении избирательности питания. Они были дополнены исследованием содержимого кишечников и структуры ротового аппарата. Различия в структуре ротовых частей разных копепод, питающихся растительной и животной пищей, подробно описаны ниже. Ротовые части большинства Calanidae и Eucalanidae приспособлены к питанию растительной пищей; в кишечниках содержались частицы диатомовых и радиолярий, хотя встречались остатки некоторых ракообразных. Однако у Neocalanus и Rhincalanus мандибулярные зубы несколько острее, чем у других родов, а содержимое кишечников и заметное предпочтение Artemia, когда их предлагали этим двум копеподам, также указывают на более выраженную тенденцию к хищничеству.

У Pleuromamma spp. содержимое кишечников носило смешанный характер, и ротовые части, по-видимому, свидетельствуют об их всеядности. Ротовые части Chirundina характерны для хищников, в кишечнике содержались многочисленные остатки зоопланктонных организмов. Euchirella, по-видимому, более приспособлена по крайней мере к частичному питанию фитопланктоном; мандибулярные зубы у нее более тупые, в кишечнике содержались динофлагелляты. Ротовые части двух видов Scolecithricidae можно считать приспособленными к всеядному типу питания и, хотя Scolecithrix не поедал предложенных ему диатомовых, а в его кишечнике содержались остатки ракообразных, Lophothrix потреблял водоросли. Не только отказ от фитопланктона, но и структура ротовых частей изученных видов сем. Euchaetidae, Candaciidae, Augaptilidae и Pontellidae дают основания причислять их к хищникам. Арашкевич и Тимонин [37] на основании опытов с использованием меченных ^{14}C водорослей, анализа содержимого кишечников и анатомии ротовых частей также пришли к выводу, что Calanidae, Eucalanidae, Pseudocalanidae и Temoridae — в основном фильтраторы, питающиеся фитопланктоном и некоторыми радиоляриями. Euchirella bella, Pleuromamma xiphias, Centropages elongatus и Scolecithrix danae поедают смешанную пищу. Показатель ассимиляции, рассчитанный для водорослей, был обычно

ниже, чем для смешанной пищи. Ротовые части (вторая пара максилл) свидетельствуют о частичной способности животных к фильтрации, но имеются и хищные клешнеобразные щетинки.

Euchaeta, Haloptilus и Candacia, по-видимому, — исключительно хищники [1048]. На основании этих и других опытов и с учетом данных из других источников Тимонин [1345] отнес некоторых, в основном эпипланктонных копепод, обычных в теплых морях (Neocalanus, Eucalanus, Paracalanus, Acrocalanus, Calocalanus, Clausocalanus и Undinula), к растительноядным, хотя первые два рода — грубые фильтраторы. Такие роды, как Gaetanus, Euchirella, Undeuchaeta, Centropages, Pleuromamma и Chirundina, многие из которых обычно обитают преимущественно глубже (см. гл. 2), считаются всеядными, в то время как Euchaeta, Augaptilus, Haloptilus и Candacia, а также циклопоиды родов Oncaea и Oithona — хищниками. Тимонин показал, что ротовые части некоторых хищных видов приспособлены к схватыванию и откусыванию; другие, особенно циклопоиды, Haloptilus и Candacia, могут прокалывать и высасывать добычу.

Многие Candaciidae и почти все понтеллиды относятся к эпипланктонным. Их хищный образ жизни показывает, что хотя хищничество очень часто встречается среди глубоководных копепод, такой тип поведения нельзя приписывать только глубоководным формам. По данным Уикстеда [1420], Candacia bradyi питается щетинкочелюстными. Многие циклопоиды (Oithona, Oncaea, Corycaeus) живут вблизи поверхности (гл. 2) и, по-видимому, ведут хищный образ жизни. Цалкина [1367] предположила, что в теплых водах Тихого океана на ступенчатое распределение циклопоид накладываются видоспецифичные по интенсивности суточные вертикальные миграции, что способствует максимально эффективному использованию пищи, которая у многих циклопоид одинакова. Копепода Tortanus discaudatus, живущая в поверхностном слое у берегов Северной Америки, считается исключительно хищной [731, 1097]. Ранее Лебур [742] относила понтеллид Anomalocera и Labidocera в основном к хищникам. Ряд других поверхностных и часто неритических видов таких копепод, как Temora longicornis, Centropages spp. и Acartia spp., в лабораторных условиях активно питались фитопланктоном, но в природных условиях, по данным Лебур и др., их рацион включал и фитопланктон, и животную пищу. Во время цветения планктона эти копеподы могут питаться почти исключительно водорослями.

Ланс [729] и другие исследователи показали, что копеподы Acartia и Centropages могут иногда питаться младшими стадиями других копепод, а некоторые копеподы могут поедать простейших, других представителей микрозоопланктона и детрит. Таким образом, у многих видов может проявляться заметная тенденция к всеядности. Анраку и Омори [35] изучали рационы некоторых из этих считающихся всеядными видов. Объектами изучения были шесть видов копепод, причем каждому предлагали либо только диатомовые, либо смесь диатомовых и науплиев Artemia, либо только Artemia. Анраку и Омори также проанализировали строение ротовых частей каждого вида каляноид в отношении их питания. Было подтверждено, что

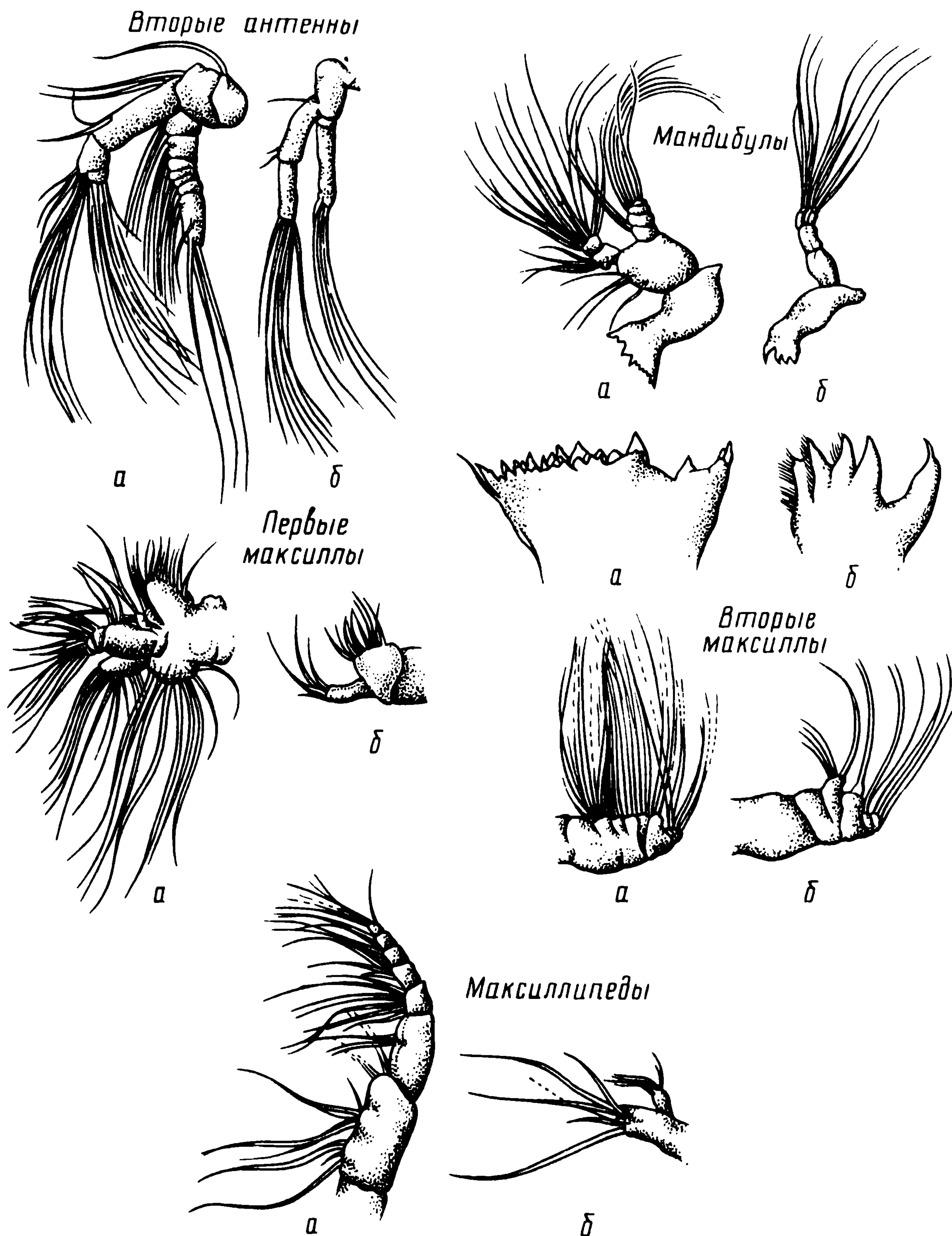


Рис. 6.6. Ротовые части копепод: типичного растительноядного Calanus finmarchicus (*а*) и типичного хищника Tortanus discaudatus (*б*)

Calanus finmarchicus — в основном растительноядный вид, хотя он мог поедать животную пищу, в то время как Tortanus discaudatus — исключительно хищный вид. Ротовые части типичного растительноядного Calanus finmarchicus и хищной копеподы Tortanus discaudatus показаны на рис. 6.6. Явные различия заключаются в том, что у Calanus имеются многочисленные сравнительно тупые зубцы на подобных коренным зубам размалывающих мандибулах, а у Tortanus на режущих остриях находятся острые крупные режущие зубцы типа резцов. Первая и особенно вторая пары максилл Calanus снабжены многочисленными длинными тонкими щетинками. Соответствующие ротовые части Tortanus несут малочисленные более ко-

роткие крепкие, часто крючковидно загнутые щетинки, образующие хватательные придатки, а максиллипеды имеют сходное строение.

Ротовые части Labidocera также выдают в нем хищника [941]. Анраку и Омори показали, что ротовые части Acartia и Centropages spp. приспособлены к поеданию как растительной, так и животной пищи. Например, вторая максилла может и фильтровать, и захватывать. Форма мандибулы позволяет и размалывать, и откусывать, что указывает на всеядность животных. Результаты опытов с кормлением этого вида показали, что Acartia tonsa всеядна. Centropages hamatus и C. typicus также всеядны, но они, особенно C. typicus, все-таки предпочитали животную пищу. Хищная понтеллида Labidocera aestiva не лишена, хотя и слабой, способности к фильтрации благодаря небольшому числу тонких щетинок на второй паре максилл.

Anomalocera — также в основном хищник [475], но устройство второй пары максилл указывает на то, что она частично способна питаться с помощью фильтрации. Ландри [731], наблюдая пищевое поведение копеподы Labidocera trispinosa, обнаружил, что животное использует вторую пару антенн и максиллипеды, чтобы создать круговорот воды, приносящий добычу к голове. Добыча захватывается второй парой максилл. Хищник должен чувствовать присутствие пищи, но обнаруживает и затем активно схватывает только добычу, находящуюся прямо перед головой. При низких концентрациях пищи пищевое поведение не изменяется, но Labidocera продолжает поиск пищи без какого-либо стремления к экономии энергии. Это указывает на очень плохую приспособленность животных к голоданию, если учесть их постоянно высокую активность и отсутствие жировых запасов.

Указанные различия в строении ротового аппарата относятся к каляноидам, принадлежащим к различным семействам. Вышкварцева [1402] изучала различия ротовых частей у представителей одного рода Calanus по строению зубцов на жевательной поверхности мандибул. Из внешней (вентральной) группы зубов зубец, обозначенный V2, хорошо развит у видов рода Calanus из высоких широт Северного и Южного полушария (например, C. hyperboreus, C. glacialis, C. acutus, C. propinquus), в то время как у видов из более умеренных широт, например у C. plumchrus и черноморских C. helgolandicus, зубец V2 слабо развит или отсутствует, а на его месте имеется диастема с широким бугорком. У тропических и субтропических видов (C. robustior, C. gracilis, C. minor, C. patagoniensis, C. tonsus) нет ни зубца V2, ни бугорка (рис. 6.7). Вышкварцева предполагает, что строение зубцов больше зависит от состава пищи, чем от температуры. Поскольку в высоких широтах доминируют диатомовые, а в более теплых морях — динофлагелляты и кокколитофориды, она считает, что хорошо развитый зубец V2 помогает удерживать крупные клетки таких многочисленных в высоких широтах диатомовых, как Coscinodiscus, перед раскусыванием. Большинство крупных клеток размалывается, а не проглатывается целиком.

Маршалл и Орр [852] использовали расстояние между щетинка-

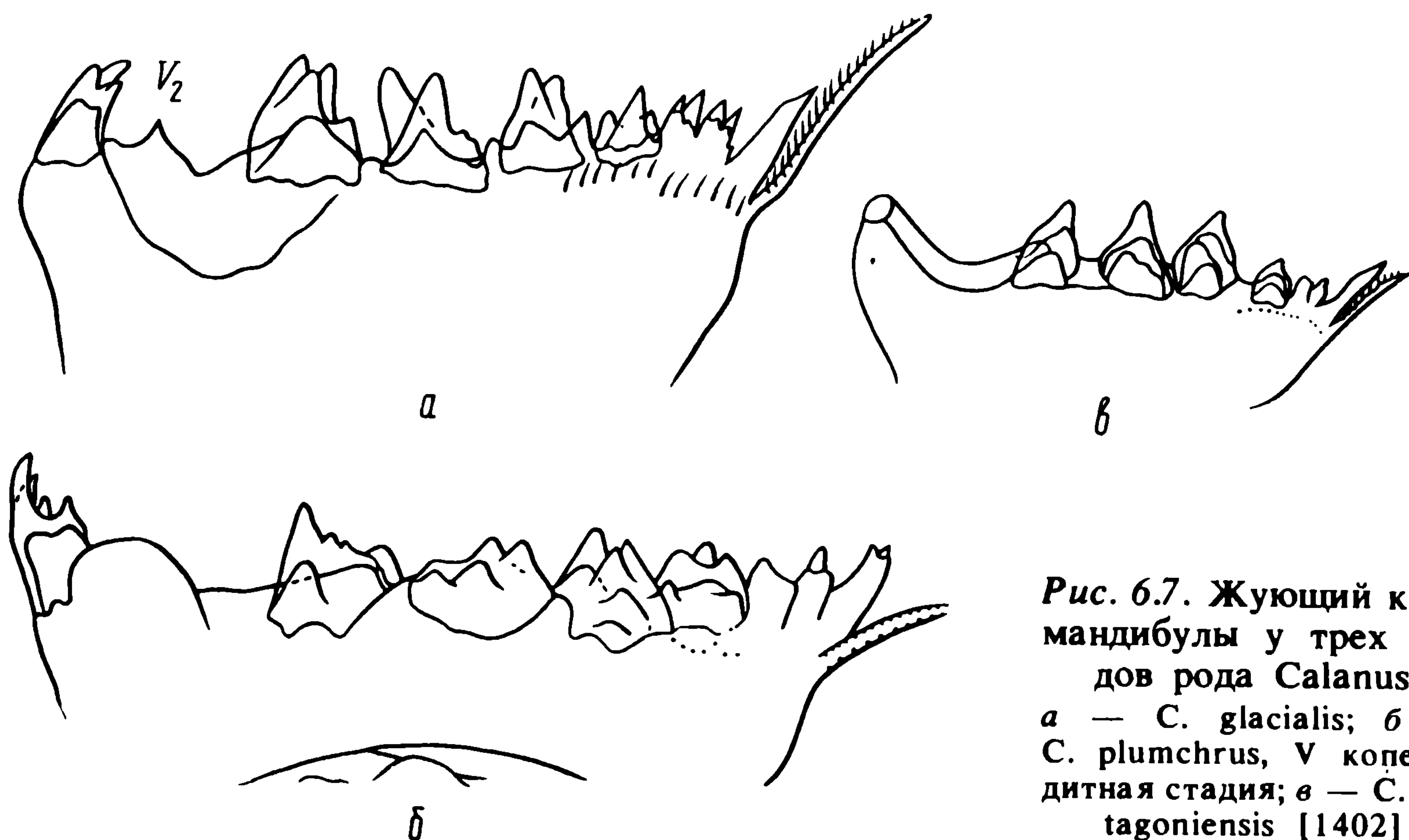


Рис. 6.7. Жующий край мандибулы у трех видов рода Calanus:
а — C. glacialis; *б* — C. plumchrus, V копеподитная стадия; *в* — C. patagoniensis [1402]

ми как показатель размера удерживаемой пищи. Расстояния между щетинками и их длина колеблются у Calanus от примерно 2 мкм до 7 — 20 мкм или больше [841]. В то время как у Pseudocalanus и Temora щетинки относительно тонкие, у Centropages и, возможно, Acartia они несколько грубее. Коновер показал сезонную вариабельность расстояний между щетинками у видов, обитающих вблизи берегов США. У Oithona немногочисленные щетинки длинны и прочны. Маршалл и Орр полагают, что эти наблюдения совпадают с результатами опытов по питанию с использованием меченой пищи. Все виды, кроме Oithona, способны к фильтрационному питанию, но поедают также некоторое количество животной пищи, особенно Centropages. Oithona — в основном хищники, но O. nana, когда необходимо, дополняют свой рацион частицами взвеси, хотя они захватываются, а не отфильтровываются [728]. По данным Анраку и Омори [35], Acartia, по-видимому, питается очень активно для своего размера. По мнению Коновера [260], щетинки на ее ротовых конечностях довольно грубы, вследствие чего при поедании весьма разнообразной пищи она питается «неэкономично». Гейнрих [580] также обнаружила изменчивость расстояний между щетинками на второй паре максилл не только у разных видов, но и между щетинками этой конечности и в положении щетинок. Возраст и пол животных также могут влиять на расстояние между щетинками, которое обычно колеблется от 1,5 до 10 мкм.

В состав тропического зоопланктона входит больше тонких фильтратов, у которых расстояние между щетинками менее 4 мкм; в бореальных водах обитает много средних фильтраторов, хотя младшие копеподы Calanus plumchrus, C. cristatus и Pseudocalanus способны осуществлять тонкую фильтрацию. Хотя тонкие фильтраторы могут успешно питаться мелкими водорослями, данные Гейнрих позволяют предположить, что ни одна копепода не способна эффективно отфильтровывать бактерий. Петипа и др. [1392] полагают, однако, что

некоторые «мелкие копеподы» и тонкие фильтраторы в тропических водах могут в очень ограниченном количестве поедать наряду с мелкими водорослями и бактерий.

Выше уже отмечалось, что для многих копепод важную роль играет размер частиц, хотя в полевых условиях существует заметная тенденция к поеданию в максимальном количестве наиболее крупных частиц. Муллин [940] обнаружил, что Calanus spp. выбирают более крупные частицы. Он взял из культуры Rhizosolenia ауксоспоры и получил из них культуру относительно крупных клеток. Когда калянуса кормили крупными и мелкими клетками Rhizosolenia, он выбирал первые. Ричман и Роже [1147] культивировали Ditylum и, подбирая фотопериод и интенсивность света, могли воздействовать на период, когда доля делящихся («парных») клеток, имеющих соответственно больший объем, была высока. Скорость фильтрации у калянуса увеличивалась, когда доля «парных» клеток была выше. Таким образом, когда деление клеток происходило в основном в темноте, скорость фильтрации для «парных» клеток заметно увеличивалась, а для одиночных клеток оставалась неизменной. Если «парных» клеток было меньше 20%, скорость питания также была более или менее постоянной, а когда доля «парных» клеток увеличивалась до 40%, скорость питания экспоненциально возрастала до постоянной величины. По мнению Ричмана и Роже, это связано с тем, что крупные «парные» клетки активно обнаруживаются и захватываются, а мелкие отфильтровываются.

Многие ученые полагают, что фильтраторы способны питаться и с помощью фильтрации, и захватывая пищевые частицы, хотя Коновер [267] считает, что у Calanus hyperboreus эти способы взаимно исключают друг друга. Коновер [265] описал, как пять мощных щетинок второй пары максилл и другие щетинки максиллипед вместе с «обычными» фильтрующими щетинками второй пары максилл зажимают крупную частицу, после чего она сдавливается первой парой максилл напротив мандибул и разрушается. Йоргенсен [668] и Голд [475] предполагают, что максимальный размер частиц составляет примерно 40 мкм. Более крупные частицы захватываются по отдельности. Йоргенсен [668] предложил полезный анализ размеров клеток фитопланктона и расстояний между щетинками для нескольких видов морских копепод (табл. 6.2). Даже у таких растительноядных видов, как Calanus finmarchicus заметно различие типов щетинок на второй паре максилл, некоторые из них способствуют захвату более крупных частиц, которые потом передаются к мандибулам. Копеподы типа Acartia используют максиллы как совок, с помощью которого они захватывают водоросли, а многие другие копеподы, кроме явных хищников, совершают максиллами хватательные движения [841].

Ниже приведен объем клеток фитопланктона (в мкм^3) [668]:

Диатомовые	20—20 000 000
Динофлагелляты	500—100 000
Жгутиковые	14—500
Кокколитофориды	14—500

Таблица 6.2. Расстояния (мкм) *между щетинками у двух видов Calanus,* [668]

Вид рода Calanus	Стадия	Кокса	Базиподит				Эндоподит			
		Внешняя щетинка	Эндит 1	Эндит 2	Эндит 3	Эндит 4	Сегмент 1 (эндит 5)	Сегменты 2—4	Сегмент 5	
									«оперение»	прочие
C. finmarchicus, самцы		—	5—12	4—8	6—9	5—11	4—16	5—21	4—5	6—17
C. helgolandicus, самцы		2	5—9	8—9	8—10	8—11	12—17	11—19	7—9	13—22
C. finmarchicus, самки		2	2—6	3—6	3—7	3—8	4—7	5—14	3—5	5—14
C. helgolandicus, самки		2	5—9	6—9	4—9	6—12	7—13	11—19	3—9	12—20
C. finmarchicus	V	1—3	2—4	3—4	2—4	2—4	3—6	4—8	2—5	4—10
C. helgolandicus	V	1—3	3—9	4—7	3—8	4—10	3—15	5—17	3	7—20
	IV*	2	3	3—4	3—6	3—5	3—5	4—7	3—4	5—9
	III*	2	2—4	3—4	3—4	2—5	4—7	4—8	3—4	4—11
	II*	—	2—3	3—4	2—4	3—4	3—5	3—7	3—4	3—7
	I*	—	2—4	2—4	2—5	2—5	3—6	4—7	2—4	4—8

* C. finmarchicus и C. helgolandicus неразличимы до V копеподитной стадии.

Мало известно о размерах частиц, которыми питаются другие всеядные животные. Робертсон и Фрост [1154] проанализировали питание Aetideus divergens, которую обычно считают всеядной каляноидой. Они показали, что копеподы захватывают добычу — науплиев Artemia и крупные клетки водорослей. Крупные клетки поедались очень интенсивно, но если съеденная пища состояла из более мелких частиц, то количество ее с увеличением концентрации клеток возрастало, хотя максимальный рацион все же не достигался. Питание очень мелкими водорослями было особенно неэффективно. Способ плавания Aetideus и его относительно крупные максиллипеды позволяют предположить, что эти копеподы, вероятно, обнаруживают и захватывают частицы.

Другие особенности строения ротовых частей, например непостоянное положение щетинок на второй паре максилл и довольно грубые щетинки, также указывают на смешанный характер питания копепод. Робертсон и Фрост пришли к выводу, что в естественных условиях питание оппортунистическое, копеподы не могут получить достаточно пищи путем фильтрации мелких частиц и живут за счет смешанного рациона, состоящего из крупных частиц, включая фекальные комочки.

Муллин и Брукс [943] анализировали питание младших стадий Rhincalanus и показали, что II и III науплиальные стадии выедали Ditylum из смеси четырех видов водорослей (Coscinodiscus, Ditylum, Thalassiosira и Cyclotella — в порядке убывания размеров), в то время как более старшие науплии и копеподиты выбирали самые крупные клетки. Ричман и др. [1148] также показали, что, когда Eurytemora, Acartia tonsa и A. clausi потребляют естественную пищу, они до не-

которой степени выбирают клетки в зависимости от размера, но всегда питаются наиболее многочисленной размерной группой [183, 983]. Уилсон [1434] изучал питание Acartia tonsa частицами разных размеров с помощью пластмассовых бусин диаметром 7—70 мкм. У I—VI копеподитных стадий с увеличением размера тела максимальный размер поедаемых частиц заметно возрастал — вплоть до 59 мкм, но минимальный размер оставался постоянным — 14 мкм. Несмотря на относительно небольшое число съеденных бусин, соотношение между съеденными и использованными в опыте бусинами для каждой размерной категории позволяет сделать вывод, что, хотя старшие копеподиты (V и VI копеподитные стадии) еще могут потреблять частицы всего размерного спектра (14—59 мкм), они выбирают бусины увеличивающегося до максимума диаметра (около 55 мкм), если им предлагают бусины более узкого размерного диапазона. Младшие копеподиты также выбирают частицы наибольшего диапазона размеров в доступных им пределах. Отдельные наблюдения позволяют предположить, что многие копеподы обычно поедают более крупные клетки или более длинные цепочки диатомовых, если они есть [855, 940]. Имеется несколько наблюдений, например Петипа, что при обилии пищи избирательность по размеру незначительна. Нассонь [962] также показал, что при кормлении Euterpina водорослями промежуточного размера (приблизительно 7—16 мкм) можно успешно вырастить культуру от яйца до взрослой особи; водоросли меньшего или большего размера не потреблялись или не могли быть отфильтрованы некоторыми возрастными стадиями.

Помимо размера пищевых частиц, эффективность питания животных зависит также от возраста культуры. Коновер проследил это на примере Acartia [940]. Паффенхофер [1004] показал, что науплии Calanus даже погибали, если культуры Lauderia (которые обычно поедались) имели возраст 12—21 день. Результаты опытов также часто указывают, что питание одним видом обычно благоприятствует питанию теми же водорослями впоследствии. Размер пищевых частиц до некоторой степени связан с размерами тела и стадией развития копепод. Выше уже упоминались опыты Муллина и Брукса с Rhincalanus, в том числе успешное выращивание его на Ditylum. Calanus pacificus не мог расти на культурах Ditylum; науплиям было, видимо, не под силу справиться с относительно крупными клетками [944]. На примере Calanus finmarchicus Маршалл и Орр [847] показали, что, хотя I и II науплиальные стадии не питались, науплии III стадии могли поедать фитопланктон диаметром приблизительно до 20 мкм, а копеподиты потребляли разнообразные водоросли, причем их способность к фильтрации почти не зависела от размера. Гейнрих [580], однако, пришла к выводу, что способность разных копеподитных стадий одного вида отфильтровывать клетки определенного размера значительно варьирует.

У многих хищных копепод содержание желтка в яйцах очень высоко и он может служить единственным источником пищи для их науплиев (например, Chiridius armatus, Aetideus armatus, вероятно, Xanthocalanus fallax) [859]. Бернар [118] описал, как Euchaeta

marina и Candacia armata быстро (за 5—6 дней) проходили шесть науплиальных стадий без питания, а для развития использовался только желток. Однако Euchaeta japonica на III науплиальной стадии питается растительной пищей. Хищная копепода Pontella meadi на стадии науплия также питается динофлагеллятами [483]; другие хищные формы могут на младших стадиях потреблять животную пищу. Стадия, на которой начинается питание, неодинакова как у растительноядных, так и у хищных копепод.

Хотя растительноядные копеподы часто используют в пищу разнообразный фитопланктон, не только размер, но и тип водорослей может иметь большое значение. По-видимому, некоторые водоросли не полностью удовлетворяют пищевые потребности копепод в отношении состава и относительного содержания специфических аминокислот и некоторых липидных компонентов. Маршалл и Орр [844, 845] показали, что вымет яиц зрелой самкой Calanus зависит от количества доступной пищи, и использовали продуцирование яиц как критерий пригодности данного вида водорослей в качестве пищи. Было показано, что все исследованные виды диатомовых (Lauderia, Chaetoceros, Coscinodiscus, Skeletonema, Rhizosolenia, Ditylum) оказались подходящей пищей, вызывающей откладку яиц, то же самое относилось к некоторым динофлагеллятам (Peridinium и Gymnodinium). Некоторые жгутиковые, например Chlamydomonas (Dunaliella), Syracosphaera, а также не определенные до вида хризомонады, были удовлетворительной пищей, другие же (Dicrateria, Hemiselmis и Chlorella), хотя и поедались животными, но не вызывали увеличения продукции яиц по сравнению с голодавшими копеподами. При этом клетки Chlorella, по-видимому, проходили через кишечники животных почти непереваренными.

Некоторые виды фитопланктона токсичны, и растительноядные животные, по-видимому, избегают их. Calanus может отфильтровывать токсичные виды Gymnodinium veneficum и Prymnesium parvum в культуре, хотя Маршалл и Орр [845] наблюдали, как некоторые особи после поедания Gymnodinium погибали. Маршалл [841] сообщила также, что Dicrateria, Chlorella и Amphidinium вредно влияют на Pseudocalanus. Даже очищенный от клеток фильтрат Chlorella сокращает, по-видимому, продолжительность жизни животных. Зоопланктон избегает некоторые виды фитопланктона в очень высоких концентрациях: Бейнбридж [49] наблюдал такое поведение при очень высоких концентрациях двух видов жгутиковых, однако столь высокие концентрации вряд ли когда-либо встречаются в природных условиях. Паффенхофер [1004] изучал пригодность в качестве пищи для Calanus pacificus трех видов водорослей: Skeletonema, Lauderia и Gymnodinium. Ранее ему удалось вырастить жизнеспособных взрослых животных на каждом виде водорослей в отдельности, а также показать, что концентрация пищи влияет на продолжительность развития животных от яйца до взрослой особи и на размер выращенных самок. Используя стандартное количество пищи (100 мкг С/л), Паффенхофер показал, что Gymnodinium обеспечивал наиболее быстрый рост (18 дней), с помощью Lauderia достигалось среднее

значение (24 дня), а при питании Skeletonema рост до взрослого состояния был самым медленным (36 дней). Смертность была наибольшей при питании Skeletonema. Количество съеденной пищи максимально при питании Gymnodinium, так что на рост животных влияет не только качество, но и количество пищи.

Нассонь [902] успешно культивировал Euterpina acutifrons на разнообразных монокультурах водорослей и смесях различных видов. Для пяти видов водорослей подходящего размера и в концентрации, более чем достаточной для питания, он показал различия в пищевой ценности пищи разного состава, используя в качестве критерия число яиц и продолжительность жизни взрослых особей (табл. 6.3).

Таблица 6.3. Число яиц и продолжительность жизни взрослых особей Euterpina acutifrons при питании разными видами водорослей в условиях избытка пищи [902]

Водоросль	Культура		Число яиц на взрослую особь	Продолжительность жизни взрослой особи, сут
	кл/мл	мг сырой массы/мл		
Prorocentrum micans	$2\cdot10^3$	23,5	15±11	14±3
Platymonas suecica	$1\cdot10^5$	26	84±7	27±2
Gymnodinium sp.	$1\cdot10^5$	25	135±26	37±3
Phaeodactylum tricornutum	$4\cdot10^5$	24	151±42	32,6±7,5
Chaetoceros danicus	$8\cdot10^4$	24	151±42	28±8
Смесь	$3\cdot10^4$	24	281±17	38±1

При рассмотрении пищевых потребностей морских каляноид уместно упомянуть работы Провасоли и его коллег [1262] с гарпактикоидной копеподой Tigriopus japonicus. Tigriopus может питаться разными очищенными от бактерий культурами водорослей, однако рост и репродуктивные способности их значительно варьируют. При питании отдельными видами водорослей яйца не выметывались; на некоторых культурах водоросли росли так медленно, что копуляция и образование яиц у животных задерживались. Питание одними видами водорослей приводило к образованию ограниченного числа поколений, другими — к непрерывному размножению (табл. 6.4). Присутствие бактерий делает неподходящие для питания животных водоросли приемлемыми, вероятно, потому, что благодаря бактериям животные получают витамины или другие факторы роста [1076].

Из табл. 6.4 видно, что культивировать животных на Dunaliella spp., Brachiomonas и т. д. невозможно, а при кормлении Syracosphaera и Hemiselmis образовывалось очень мало поколений. Monochrysis, по-видимому, служит полноценной пищей, позволяющей животным непрерывно размножаться. Смесь Rhodomonas и Isochrysis — также полноценный источник пищи.

Менее подробные результаты Гилата [487], полученные на Tigriopus brevicornis, несколько сходны с данными Провасоли в том отно-

Таблица 6.4. Пищевые организмы, используемые Tigriopus japonicus [360]

Пищевые организмы	Стадия, достигнутая в первом поколении	Число полученных поколений
Clorophyceae		
Dunaliella parva (из рассола)	Л	
Dunaliella tertiolecta (морская)	Л	
Tetraselmis tetrathele (Ла-Холья)	В	3
Tetraselmis maculata № 5	В	8→ (н)
Nannochloris oculata	В	1
Stephanoptera sp.	Л	
Stichococcus fragilis	Л	
Brachiomonas pulsifera	Л	
Pyramimonas inconstans	Л	
Chrysophyceae		
Isochrysis galbana	В	9
Monochrysis lutherii	В	8→ (н)
Stichochrysis immobilis	В	2
Syracosphaera elongata	В	1
Cryptophyceae		
Chroomonas sp.	В	5
Hemiselmis virescens	В	1
Rhodomonas lens	В	6
Eugleninae		
Eutreptia sp.	В	2
Dinophyceae		
Gyrodinium cohnii	Л	
Peridinium sp.	Л	

Л — личиночные стадии; В — взрослые; (н) — непрерывная культура.

шении, что, хотя Gyrosigma и Tetraselmis по отдельности и могут служить животным в качестве пищи, лучшие результаты получались при кормлении смешанной пищей. Бактерии и детрит также пригодны, и Гилат считает, что такая пища существенно дополняет рацион растительноядного планктона в олиготрофных районах. Хейнль и др. [578] показали, что образование яиц у Eurytemora affinis зависит как от качества, так и от количества доступных для питания водорослей, причем один детрит не удовлетворял качественных потребностей животных. Исследователи предположили, что инфузории, по-видимому, играют важную роль в переносе энергии от детрита к копеподам (см. также гл. 7). Недостаточность монокультур определенных водорослей для завершения полного жизненного цикла Pseudocalanus отмечают также Коркетт и Макларен [275]. Ограниченные данные о морском зоопланктоне позволяют считать, что в океанах существует полный набор водорослей — от вредных и нейтральных до вполне пригодных в пищу. Последних — огромное большинство, но их пищевая ценность неодинакова. Обычно зоопланктон удовлетворяет свои пищевые потребности, поедая несколько видов.

Хотя детальный анализ образования яиц или продолжительности жизни как критерий качества рациона проведен лишь для немногих копепод, даже некоторые всеядные каляноиды хорошо выживают при питании отдельными видами фитопланктона.

Голд [473] содержал несколько видов мелких копепод (Temora, Pseudocalanus и Centropages) на культурах Chlamydomonas и Skeletonema. Икеда [630] показал, что самки Paracalanus aculeatus выживали на Skeletonema costatum не более шести дней. Однако Dunaliella salina обеспечивала нормальное существование здоровых культур Temora turbinata.

Раймонт [1097] наблюдал, как несколько видов копепод (Centropages hamatus, Eurytemora herdmani, Pseudocalanus minutus, Temora longicornis и Metridia lucens) интенсивно отфильтровывали жгутиковых, в основном Dunaliella и Dicrateria. Неопубликованные результаты исследований роста планктона в закрытых аквариумах, выполненные Гроссом и Кларком в Океанографическом институте в Вудс-Холе, показывают, что мелкие копеподы эффективно потребляют разнообразных диатомовых и прочий фитопланктон. Последующие опыты в аквариумах, проведенные Раймонтом и Миллером [1108] в Вудс-Холе, показали, что после развития различных диатомовых и микрожгутиковых в фитопланктоне начинают доминировать один или два вида (Exuviaella marina, Nannochloris sp. и Nitzschia closterium).

Несколько видов мелких копепод — Paracalanus crassirostris, Eurytemora hirundoides, Oithona brevicornis и особенно Acartia tonsa — прекрасно существовали в аквариумах и проходили несколько циклов размножения. Следовательно, они питались почти исключительно этими немногими видами фитопланктона и использовали их для образования яиц и развития науплиев. Реальная пригодность этих водорослей в качестве пищи следует из очень высокой численности копепод в этих опытах. Centropages, напротив, по-видимому, не размножался.

Парсонс и др. [1022] показали, что Calanus pacificus способен отфильтровывать весьма разнообразные планктонные водоросли, в том числе нанопланктон размером меньше 7—8 мкм. Вместе с тем при питании таким нанопланктоном извлекалось относительно немного пищи (2—4% массы тела).

Euphausiacea. Хотя наиболее интенсивно изучались рационы разных видов копепод, имеются некоторые данные и о пищевых потребностях других групп зоопланктона.

Несколько видов эвфаузиид, несомненно, растительноядны; антарктический вид Euphausia superba, по-видимому, питается почти исключительно на цветении диатомовых. Баркли [72] пришел к выводу, что в отношении используемых в пищу видов диатомовых проявляется определенная избирательность; в наибольшем количестве поедаются Fragilariopsis antarctica; другие виды с мелкими и гладкими клетками (минимальный размер около 7 мкм) также используются в большом количестве. Согласно Баркли, другие организмы, помимо диатомовых, по-видимому, не имеют пищевой ценности для E. superba, однако Немото [971] предположил, что таких организмов доволь-

Таблица 6.5. Основная пища антарктического криля Euphausia superba [971]

Chrysophycea	F. cylindricus
Phaeocystis sp.	F. rhombica
Coccospheres	F. ritscheri
Доминирующих форм нет	F. curta
Silicoflagellates	Micropodiscus oliveranus
Distephanus regularis	Navicula criophila
Dinoflagellata	Nitzschja barkleyi
Доминирующих форм нет	Thalassiosira gracilis
Diatoms	T. antarctica
Asteromphalus heptactis	Thalassiothrix antarctica
A. parvulus	Tropidoneis belgicae
A. regularis	T. glacialis
A. hookeri	Foraminifera
A. hyalinus	Доминирующих форм нет
Biddulphia polymorpha	Radiolaria
Charcotia actinochilus	Доминирующих форм нет
Coscinodiscus lentiginosus	Tintinnidae
C. minimus	Доминирующих форм нет
Cocconeis gaussi	Crustacea
Fragilariopsis antarctica	Доминирующих форм нет

но много (табл. 6.5). Хорошая сохранность створок диатомовых может несколько преувеличивать их значение. Немото описывает тонкий фильтр, который образуют торакальные конечности E. superba и типичные для растительноядных животных мандибулы и максиллы. Считается, что ряд игл на одной из пластин желудка эвфаузиид способствует разрушению створок диатомовых (рис. 6.8). Ниже приведены дополнительные детали, характеризующие адаптации этих животных к растительноядному способу питания.

По данным Лебур [744], Nyctiphanes couchi питается фитопланктоном, в основном диатомовыми, однако в желудках найдены и неопределенные остатки, которые могут указывать на питание детритом; иногда поедалась животная пища. Леру [767] обнаружил, что

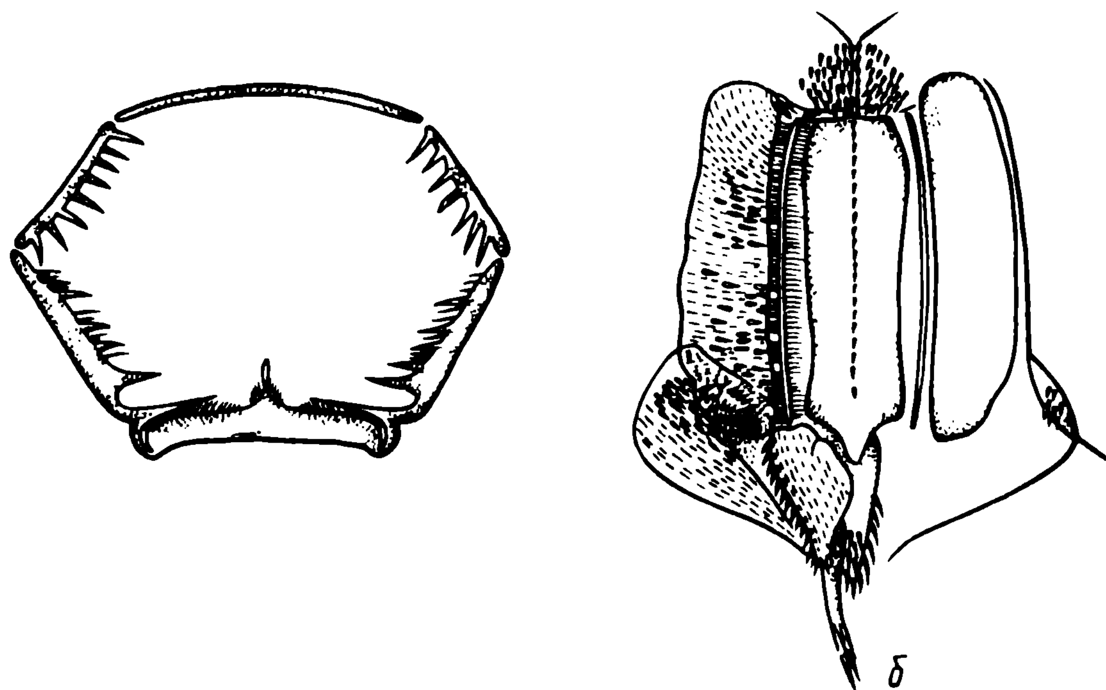


Рис. 6.8. Желудок Euphausia superba:
а — поперечный разрез в середине, *б* — нижняя часть [970]

личиночные стадии Nyctiphanes couchi поедали как водоросли, так и животную пищу (науплиев Artemia). Уменьшение количества доступной пищи увеличивало продолжительность периодов между линьками во время развития. Это происходило также тогда, когда личинки питались водорослями вместо науплиев Artemia, и, по-видимому, некоторые водоросли не полностью переваривались. Хиклинг [601], однако, пришел к выводу, что эвфаузииды (Nyctiphanes, Meganyctiphanes, Thysanoessa) поглощали очень много детрита, хотя некоторые исследователи считали их в основном хищниками.

Мохлин и Фишер [874] также подчеркивают важную роль детрита, особенно для Meganyctiphanes и Thysanoessa raschii, и указывают, что некоторые эвфаузииды, обитающие в достаточно мелких водах, активно взмучивают донные осадки и питаются ими. Они также перечисляют несколько других видов (Thysanoessa inermis, T. longipes, Thysanopoda tricuspidata, Stylocheiron spp., Euphausia pacifica), в питании которых, согласно Пономаревой, важную роль играет детрит. Как указывает Немото [974], важность детритного питания в подповерхностных слоях открытых районов океана, вероятно, недооценивается. Уссинг [1376] считал эвфаузиид, встречающихся у Восточной Гренландии, хищниками, а Эйнарссон [363] полагал, что в питании Thysanoessa spp., Meganyctiphanes norvegica и Thysanopoda acutifrons фитопланктон не играет важной роли, они поедают детрит и некоторое количество зоопланктона.

Немото [974] обобщил исследования по составу пищи и питанию эвфаузиид. Ранее [970] он разделил эвфуазиид на фильтраторов — обитателей высокопродуктивных районов (E. superba, E. vallentini, E. mucronata), эврифагов (некоторые виды Thysanoessa), животных, питающихся в поверхностных водах в тропиках, — обычно частично хищников, поедающих копепод (например, E. diomedeae), и такие батипелагические формы, как крупные Thysanopoda, — обычно поедающие зоопланктон (копепод, сагитт и даже микронектон). Раньше считалось, что батипелагические Bentheuphausia все-таки поедают фитопланктон и, возможно, микрозоопланктон, поскольку в их кишечниках обычно присутствовало зеленоватое вещество. Однако Немото [972] и Немото и Саидзё [975] показали, что в кишечниках Bentheuphausia содержится в основном разлагающийся хлорофилл. Они считают, что эти эвфаузииды отфильтровывают вещество с разрушающимися растительными пигментами, возможно, фекальные комочки, выделяемые питающимися ближе к поверхности представителями зоопланктона. Мезопелагические эвфаузииды, возможно в основном хищники (например, Nematobrachion), однако в кишечниках некоторых видов рода Nematoscelis может содержаться детрит с включением разложившегося хлорофилла. Некоторые виды, в том числе E. pacifica, Thysanoessa longipes, Tessarabrachion oculatus и Thysanopoda tricuspidata, питаются в основном ночью в поверхностных слоях, и в их кишечниках содержится довольно много хлорофилла. E. similis и E. nana, доминирующие в некоторых районах японских вод, еще активнее питаются фитопланктоном, в основном ночью, вследствие чего содержание хлорофилла в их желудках от-

носительно велико. В результате такого питания образуется очень много фекальных комочков [972].

Макдональд [793] изучал питание Meganyctiphanes norvegica в заливе Ферт-оф-Клайд. Он установил, что, помимо детрита, часть рациона, особенно младших стадий, состояла из диатомовых и микропланктона, но самые крупные особи Meganyctiphanes — в значительной степени хищники, питающиеся такими копеподами, как Calanus и Euchaeta. Фишер и Гольди [411] подтвердили, что в рационе обитающих в Ферт-оф-Клайде животных детрит играет обычно более важную роль, чем фитопланктон, хотя они поедают динофлагеллят и некоторых диатомовых; в значительном количестве потреблялись также ракообразные, в том числе копеподы и Eucarida. Мохлин [869] отнес самых мелких особей Meganyctiphanes в основном к фильтраторам, а самых крупных — преимущественно к хищникам. Среди поедаемых ракообразных были в основном Calanus, Euchaeta и Eucarida, но потреблялась также Sagitta. С увеличением размеров тела Meganyctiphanes количество утилизируемой животной пищи возрастает.

Пономарева [1062] исследовала состав пищи Thysanoessa inermis, T. raschii, T. longipes и Euphausia pacifica в Японском море. Все виды, кроме T. longipes, питаются фитопланктоном, обычно отфильтровывая наиболее массовые весной виды. Животные питались активнее ночью и ближе к поверхности. Способность к фильтрации Euphausia pacifica, питающейся во время естественного цветения фитоплактона, исследовали Парсонс и др. [1022]. E. pacifica отфильтровывает фитопланктон, особенно Chaetoceros (минимальный размер около 12 мкм, максимальный — 60—80 мкм), очень эффективно. Хотя нанопланктон (около 8 мкм) и поедался, эффективность фильтрации была ниже. Некоторые эвфаузииды-фильтраторы, по-видимому, выбирают пищу по размеру. Так, в прибрежных водах Тихого океана, у западных берегов Канады, E. pacifica питается цепочками Chaetoceros, вдали от берега она поедает мелкие формы. Эвфаузииды способны переключаться на хищное питание при наличии достаточного количества зоопланктонной пищи; Ласкер [732] предположил, что животные, питаясь зоопланктоном, быстрее получают необходимое количество пищи (см. ниже). Это — пример перехода от фильтрационного к хищному типу питания. Разделение Йоргенсеном [668] животных на два типа по способу питания на основании размеров поедаемых ими частиц оправдано, как это было показано для копепод.

Выделение разных типов питания у эвфаузиид основано частично на анализе ротовых конечностей. Немото [970] считает, что максиллы, которые у растительноядных животных снабжены относительно хорошо развитыми щетинками (например, E. vallentini, E. superba) и помогают разгрызать стенки диатомовых, переродились у хищников в более простые структуры, лучше приспособленные для хватания (например, Nematobrachion). На мандибулах таких растительноядных форм, как E. superba, имеется пара значительно более мощных и грубых молярных зубов, предназначенных для разгрызания

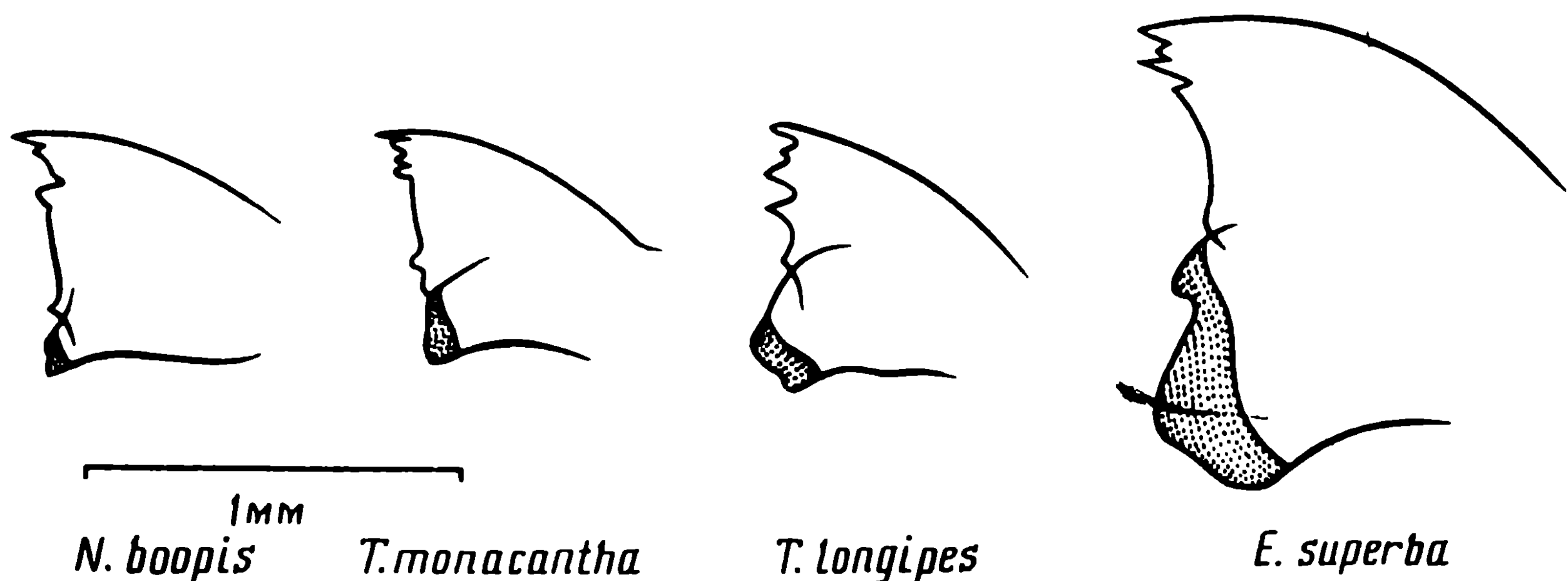


Рис. 6.9. Режущая и жующая (затемненная) части мандибул эвфаузиид [970]

диатомей; у таких хищных видов, как Nematobrachion boopis редукция молярных зубов хорошо заметна (рис. 6.9). Строение торакальных конечностей, которые служат основным фильтрующим аппаратом, явно зависит от доминирующего типа пищи. На конечностях E. superba, Thysanoessa raschii и других растительноядных видов имеются хорошо развитые щетинки с мелким оперением; у Thysanopoda фильрующих щетинок может не быть или ими может быть снабжена часть некоторых торакальных конечностей, а оперение обычно значительно грубее. На отдельных члениках развиваются хватательные шипы. Торакальные конечности у хищных видов Nematobrachion и Stylocheiron сходны. Некоторые виды имеют очень длинные вторую и третью пары ног, что также может быть связано с хищным поведением (рис. 6.10). Промежутки между тонкими веточками оперения на щетинках колеблются от 5—7 мкм у E. superba до 25—50 мкм у Thysanopoda monacantha. Мелководные

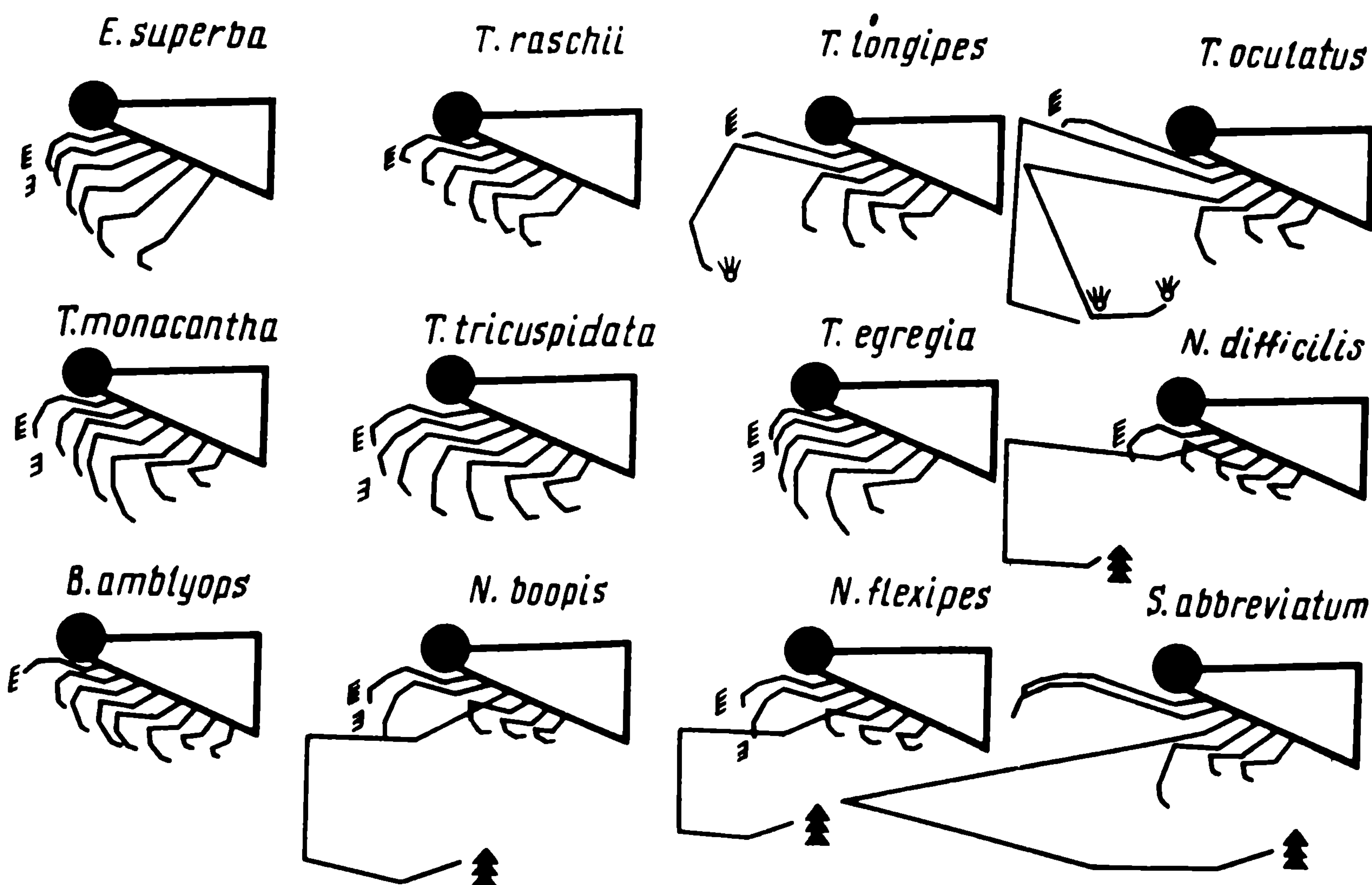


Рис. 6.10. Схема расположения ножек у эвфаузиид [970]

тропические виды, по-видимому, относятся к отчасти хищным, хотя может осуществляться некоторая грубая фильтрация. Роже [1166] на основании анализа содержимого желудков тропических эвфаузиид предположил, что особенности строения торакальных конечностей не всегда могут свидетельствовать о составе пищи животного (см. ниже). О различиях в составе рациона можно судить по строению желудка, снабженного шипами, гребнями и панцирными щитками, а также по размеру камеры.

По наблюдениям Пономаревой, Thysanoessa longipes не отфильтровывает фитопланктон, что может быть связано с несколько более глубоководным обитанием этого вида. Считалось, что T. raschii, помимо фитопланктона, поедает в небольшом количестве яйца и науплии копепод, а также детрит, но Мохлин [870] обнаружил в их кишечниках многочисленные остатки ракообразных. Еще три вида наряду с фильтрацией питались зоопланктоном. При этом потреблялись моллюски, амфиподы, Oikopleura, а когда крупного зоопланктона было мало — тинтинниды и Globigerina, однако основную животную пищу составляли копеподы. Эвфаузииды также, по-видимому, частично поедали друг друга. В отношении копепод отмечена некоторая избирательность: чаще всего поедались Metridia pacifica и Calanus plumchrus, хотя в планктоне они не всегда наиболее многочисленны. Хотя такие копеподы, как Eucalanus bungii и Pareuchaeta japonica, могут быть слишком велики, массовая мелкая копепода Oithona similis поедалась редко. Такие мезопелагические и особенно батипелагические эвфаузииды, как Nematobrachion и Thysanopoda, определенно в основном хищники.

До сих пор подробный анализ состава пищи и питания эвфаузиид касался в основном видов, обитающих в умеренных или высоких широтах. Роже [1162, 1166, 1167] показал, что в теплых водах Тихого океана из 28 видов эвфаузиид подавляющее большинство были хищниками. Двенадцать видов, в том числе Stylocheiron suhmii, S. affine, S. abbreviatum, Thysanopoda aequalis и Nematobrachion boopis, были строго хищными, питались копеподами и таким микрозоопланктоном, как тинтинниды, радиолярии и фораминиферы. Двенадцать видов более всеядны (например, Nematoscelis gracilis, Thysanopoda monacantha), причем некоторые из них (например, Nematoscelis tenella и Thysanopoda cristata) явно способны переходить от хищного к растительноядному питанию в зависимости от доступности пищи. Только четыре вида были строго растительноядными (например, Euphausia paragibba и E. gibboides), однако такая эвфаузиида, как Thysanopoda tricuspidata, питалась в основном растительным веществом, но поедала также некоторое количество животной пищи. У этого последнего вида на торакальных конечностях было несколько фильтрующих щетинок, что отличало его от других видов.

Роже указывает, что в то время как некоторые обитающие у поверхности эвфаузииды — хищники, другие, живущие в более глубоких слоях виды мигрируют ночью к поверхности, где и питаются (например, Euphausia diomedeae, E. tenera). Stylocheiron spp. не мигрируют и питаются только в дневные часы. Thysanopoda cristata —

мезопелагическая форма и не мигрирует, но питается обычно только днем, поскольку ее потенциальные жертвы в темноте мигрируют к поверхности.

Прочий зоопланктон

Ниже изложены некоторые общие наблюдения над составом пищи нескольких групп зоопланктона, многие из которых относятся к растительноядным или имеют смешанный тип питания.

Некоторые виды мизид, несомненно, эффективно отфильтровывают фитопланктон [402, 790], однако Таттерсол и Таттерсол [1314] предположили, что многие из них могут дополнять свой рацион тканями животных, хотя другие явно эврифаги или хищники. Зенкевич и Бирштейн [1458] считают, что глубоководная в основном хищная мизида Gnathophausia gigas может отфильтровывать частицы, а также потреблять фекальные комочки, выделяемые другими представителями планктона. Eucopia spp., которые составляют значительную часть зоопланктона на глубинах около 1500—2500 м в северо-западной части Тихого океана, также, по-видимому, в основном хищники. Виноградов [1389а, 1390] указывает, что в глубинных слоях северо-западной части Тихого океана несколько видов Boreomysis совершают чрезвычайно протяженные вертикальные миграции, чтобы питаться фитопланктоном в подповерхностных слоях. В частности, Boreomysis incisa вносит значительный вклад в биомассу зоопланктона в Курило-Камчатском желобе на глубинах более 4000 м. Желудки этих животных заполнены зеленоватым веществом, в котором присутствуют многочисленные обломки крупных диатомей и хлорофилл, а также тинтиннидами. Прямых доказательств того, что остатки диатомовых входили в состав съеденных мизидами фекальных комочков, нет, и Виноградов считает, что вертикальные миграции позволяют B. incisa питаться в подповерхностных слоях. В более раннем обзоре Виноградова [1388] B. spinifera названа среди немногих эвфаузиид, которые питаются детритом. В отличие от Boreomysis многие глубоководные мизиды — хищники. В их число Виноградов включает Petalophthalmus armiger и Longithorax, которые, по-видимому, высасывают содержимое своих жертв.

Ostracoda включают животных с различным составом пищи. Виноградов [1388] относит многих из относительно глубоководных видов к детритофагам, однако в их кишечниках часто содержатся также остатки радиолярий, фораминифер, ракообразных и щетинкочелюстных. Как и у многих других представителей зоопланктона, в их питании, по-видимому, сочетаются хищничество и фильтрация. Некоторые живущие ближе к поверхности остракоды (например, Conchoecia alata) поедают фитопланктон. Айлс [634] сделал обзор очень ограниченных данных о составе пищи Conchoecia spp. и указал, что остракоды, как правило, питались животной пищей, причем в их желудках особенно преобладали остатки копепод. Однако часто присутствовали также мелкие частицы (детрит и диатомовые), которые могли захватываться при помощи липкого секрета, выделяемого

маргинальными железами карапакса или мандибулярными пальпами. Арашкевич [37], изучая пищевое поведение Cypridina sinuosa, также показала, что такие частицы, как диатомовые и жгутиковые, могут захватываться при помощи вещества, выделяемого оральными железами, но в основном пища состоит из копепод, и остракоды способны поедать добычу, размер которой равен их собственному.

Эйнджел [27] отмечал, что в желудках и фекальных комочках C. spinirostris и C. curta содержится большое количество диатомовых и кремнежгутиковых, хотя он наблюдал, как оба вида остракод нападали на щетинкочелюстных. Тимонин [1345] относил Conchoecia spp. к всеядным животным. Что касается иных, кроме Conchoeciidae, представителей остракод, то Cypridina levis питаются, отфильтровывая пищевые частицы [209], а Gigantocyprus mulleri — хищники, которые поедают сагитт, копепод и даже личинок рыб, несмотря на то что они довольно плохо плавают [210]. Пример крайней специализации рациона у глубоководных ракообразных можно найти среди Leptostraca: Nebaliopsis, по-видимому, питается только яйцами кальмаров и икрой рыб.

Определить пищевые потребности личинок декапод трудно, хотя сейчас накоплен значительный опыт по выращиванию важных в промышленном отношении видов. Еще в 1928 г. Лебур [745] показала, что личинки крабов разных видов обычно питаются Nitzschia и другими водорослями, но, чтобы пройти необходимое число линек, им требуется некоторое количество животной пищи. Костлоу и Букхаут [290] в лабораторных условиях содержали Callinectes sapidus на яйцах Arbacia, науплиях Artemia и говяжьей печени. Брод [190] выращивал два вида рода Palaemonetes на культурах водорослей (Nitzschia, Chlamydomonas, Thorocomonas, Nannochloris, Porphyridium и Pyramimonas) и животной пище, состоящей из науплиев Artemia, щетинкочелюстных и прочего зоопланктона.

Выживаемость, частота линек и скорость развития животных зависели от количества доступной пищи, но, как обнаружила Лебур, им необходимо некоторое количество животной пищи. Опыты в лаборатории Костлоу показали, что такая животная пища действует по принципу «все или ничего», т. е. если она подходящая, животные проходят все стадии линьки, если неподходящая, личинки совсем не развиваются. Иногда, какая-то из личиночных стадий пропускается. На растительной пище или смешанной растительной и животной пище чаще наблюдается удлинение периода развития. На одной лишь растительной пище развитие некоторых видов крабов и креветок не может растягиваться до двух месяцев [360]. Провасоли [1076] сообщал о временны́х различиях в пищевых потребностях при полупромышленном выращивании креветки Panaeus japonicus. Науплии во время линьки не питаются, зоэа можно кормить Skeletonema, на мизидной стадии необходим также зоопланктон (науплии Artemia и личинки двустворчатых моллюсков), а позже для питания требовались ткани других животных [360].

Кладоцеры считаются исключительно растительноядными планктонными животными. Они часто появляются в большом количестве,

когда фитопланктон становится многочисленным. Согласно Сорокину [1278], Penilia и аппендикулярия Oikopleura относятся к немногим представителям зоопланктона, способным к очень тонкой фильтрации, так что могут поедать даже бактерии. Некоторые копеподы и даже эвфаузииды способны питаться бактериальными агрегатами, но минимальный диаметр частиц составляет, по-видимому, приблизительно 4 мкм. Однако кладоцера Evadne nordmanni питается крупными водорослями и проявляет значительную избирательность при питании [50]. Увеличение численности этих ракообразных в Ферт-оф-Клайде совпадает с периодом высокой численности там определенных типов фитопланктона, перидиниевых и тинтиннид. Анализ содержимого желудков и пищи, которая захватывается ротовыми конечностями, подтвердил, что Evadne питается с очень высокой избирательностью. Поедались Peridinium spp., Ceratium furca и, возможно, другие перидинии, хотя остальные виды рода Ceratium отвергались (табл. 6.6). Тинтинниды также поедаются, а диатомовые не имеют большого значения. По-видимому, Evadne активно захватывают частицы, а не отфильтровывают пищу. В отличие от этого вида пресноводная Daphnia pulex питалась детритом со дна экспериментального сосуда, когда водорослей было недостаточно; такое переключение питания может объяснять неожиданные вспышки численности популяций, которые наблюдаются у кладоцер [617].

Выращиваемые в лабораторных условиях личинки усоногих раков Balanus balanoides, Verruca stroemia и Chthamalus stellatus проходили несколько линек, питаясь культурой Nitzschia closterium [91]. Однако

Таблица 6.6. Содержимое кишечников зафиксированных особей Evadne (в %) [50]

Организмы	Кишечник Evadne	Микропланктон
Фитопланктон		
Диатомовые	—	0,03
Peridinium spp.	20,9	3,0
Peridinium spp., обломки	1,6	—
Ceratium furca	56,4	34,6
C. furca, обломки	15,0	—
Ceratium spp., кроме C. furca	—	55,1
Прочие динофлагелляты	1,6	6,6
Зоопланктон		
Tintinnopsis spp.	1,6	0,06
Tintinnopsis spp., обломки	—	—
Яйца мелких копепод	3,2	0,5
Оболочки яиц копепод	—	—
Науплии копепод	—	—
Личинки двустворчатых моллюсков	—	—
Неопределенные обломки	—	—
Число исследованных микропланктонных организмов	62	—
Среднее число организмов в 1 л	—	12 760

Примечание. Данные по содержимому кишечников Evadne, зарегистрированные 17 и 18 октября 1951 г., сравниваются с процентным содержанием организмов в микропланктоне на глубине 1 м.

в культурах встречались некоторые другие водоросли и за оседанием не следовал рост. Локхед [774] пришел к выводу, что науплии Balanus perforatus не могли отфильтровывать клетки, диаметр которых превышал 6 мкм, хотя длина клеток могла быть значительно больше. В рацион этих животных входили Protozoa, мелкие диатомовые, нитчатые водоросли и особенно мелкие жгутиковые. Локхед считал, что избирательность при питании осуществлялась только по размеру, на науплии B. perforatus не могли пережевывать крупные клетки диатомовых. Не вызывает, однако, сомнений, что личинки усоногих могут потреблять самые разные организмы.

По данным Соареша [1275], науплии Eliminius modestus разгрызают и поедают такие крупные диатомовые, как Coscinodiscus, в то же время личинки E. modestus и Balanus crenatus отфильтровывают жгутиковые водоросли такого размера, как Dunaliella, и мелкие диатомовые Nitzschia closterium. Рост личинок усоногих в Ферт-оф-Клайде стимулируется весенним цветением фитопланктона, в котором доминируют диатомовые, особенно Skeletonema costatum [76]. B. amphitrite var. hawaiiensis также была выращена в лабораторных условиях [621] на Skeletonema. Костлоу и Букхаут [288] успешно выращивали науплиев Balanus eburneus и B. amphitrite var. denticulata до стадии циприса и через метаморфоз до осевшей взрослой формы на культуре Chlamydomonas sp., к которой добавляли некоторое количество развивающихся яиц Arbacia. Считалось, что при питании только Chlamydomonas развитие оказалось бы незавершенным.

Мойс [938] показал, что личинкам усоногих требуется различная пища. Balanus balanoides с успехом выращивали на диатомовых (Skeletonema, Ditylum, Asterionella), но не на жгутиковых, даже обычно широко используемые животными жгутиковые Dunaliella не поедались. Токсичные динофлагелляты Amphidinium и Prymnesium, а также до некоторой степени Chlorella оказались непригодными для питания всех исследованных видов усоногих раков. Chthamalus успешно выращивали на нескольких видах жгутиковых и динофлагеллятах Prorocentrum, но диатомовые для него не годились. Elminius, однако, хорошо рос на диатомовых и на некоторых жгутиковых. Мойс и Найт-Джонс [939] показали, что Lepas, имеющие относительно длительный личиночный период, успешно росли и завершали метаморфоз до стадии циприса, питаясь жгутиковыми. Мойс полагает, что пищевые потребности этих видов усоногих до некоторой степени связаны с типом фитопланктона, доминирующим на тех широтах, где они обитают. Возможно, существуют и специфические потребности.

Было проведено несколько исследований пищевых потребностей представителей зоопланктона, не относящихся к Crustacea. Лузанов и его коллеги (1951) кормили личинок нескольких видов двустворчатых моллюсков культурами водорослей. Личинки Venus mercenaria, например, росли на культурах Chlorella и серных бактерий, а также на взвеси детрита. Экономическое значение устриц привлекло внимание к пищевым потребностям их личинок. Многие исследователи (Коул, Корринга, Лузанов, Нельсон, Брюс, Найт и Парк) подчерки-

вали необходимость для личинок пищи подходящего размера. Клетки водорослей, диаметр которых превышает 10 мкм, не могут поедаться. Брюс и др. [196] показали, однако, что не все водоросли подходящего размера имеют одинаковую пищевую ценность. Позднее Девис [325], работавший с личинками Crassostrea virginica, подтвердил, что, хотя размер пищевых частиц очень важен, это не единственный фактор, влияющий на адекватность питания. Исследования выявили, что четыре вида бактерий и три вида жгутиковых не обеспечивали хорошего роста личинок, детрит также был неэффективен как источник пищи. Позднее Девис показал, что девять разных видов бактерий и один вид хризомонад не удовлетворяли пищевых потребностей личинок устриц, а все пять видов нанопланктона (Dicrateria inornata, Hemiselmis rufescens, Isochrysis galbana, Chromulina pleiades, Pyramimonas grossii), так же как и «смешанная культура Chlorella», обеспечивали очень хороший рост.

Имеются некоторые указания на то, что пригодность различных организмов в качестве пищи изменяется с ростом личинок. Самые младшие личинки устриц не могли потреблять чистые культуры Chlorella, в то время как старшие личинки росли на Chlorella [1403]. Девис не получил четких доказательств взаимодействия между различными используемыми в пищу видами водорослей, однако Брюс и др. [196] предположили, что для личинок Ostrea edulis более эффективной пищей служила смесь Pyramimonas и Chromulina, чем эти водоросли, взятые по отдельности. Неодинаковая пищевая ценность разных водорослей подходящего размера предполагает изменчивость биохимического состава пищи, однако несколько проведенных до сих пор анализов не дали четкого подтверждения того, что состав пищи животных достоверно различается [279]. Личинки Venus (Mercenaria), по-видимому, менее избирательны, чем личинки Crassostrea, и способны расти на одной Chlorella и некоторых бактериях, не подходивших для личинок устриц.

Уолн [1403] изучал рост личинок устриц, используя в качестве стандартной пищи Isochrysis и бактерий. Dunaliella и Phaeodactylum давали положительный результат; при питании только бактериями или только Monochrysis положительный результат был минимальным или отсутствовал. Chlorella давала явно отрицательный результат, с Hemiselmis результат также был слабо отрицательным. Последующие опыты Уолна (1974) позволили предположить, что Chaetoceros calcitrans, Monochrysis и Skeletonema могут, однако, превосходить Isochrysis. Лузанов показал, что смесь Monochrysis и Isochrysis — наиболее подходящая пища для многих личинок двустворчатых моллюсков.

Лузанов и Дейвис [786] предположили, что, за исключением токсичных форм (например, Prymnesium), даже обладающие самой низкой ценностью «голые» жгутиковые лучше удовлетворяют пищевые потребности личинок устриц, чем виды, имеющие клеточную стенку. Пилкингтон и Фреттер [1056] обнаружили, что в общем подходящие для роста велигеров переднежаберных моллюсков Nassarius и Crepidula водоросли давали неодинаковый результат. Так, Cricosphaera

carterae обеспечивала отличный результат, Monochrysis и Pyramimonas — довольно удовлетворительный при высокой численности, однако личинки не завершали метаморфоза. Exuviaella baltica и Cricosphaera были подходящей пищей для Crepidula, но не Nassarius, а другой вид рода Exuviaella (E. pusilla) не подходил ни для одного из велигеров. Помимо неодинаковой перевариваемости некоторых пищевых водорослей, различия между двумя видами рода Exuviaella весьма примечательны.

Аппендикулярии и талиацеи относятся к наиболее важным растительноядным видам морского планктона. Они могут конкурировать с другим растительноядным зоопланктоном (см. гл. 2). Способ питания Appendicularia уже был описан. Йоргенсен [669] подчеркнул особое строение их фильтрующего аппарата, который может задерживать частицы размером более 0,1 мкм. Паффенхофер [1006] показал, что культура аппендикулярии Oikopleura dioica может существовать на протяжении 19 поколений без потери плодовитости при питании различными монокультурами водорослей.

Мейдин [815] наблюдал питание шести видов сальп, в том числе широко распространенной колониальной формы Thalia democratica (см. гл. 2), в открытом море с аквалангом. Кольцевые мышцы тела сальпы прокачивают воду через глотку и атриум, при этом поток пропускается через коническую слизистую сеть. Сеть непрерывно выделяется перифарингеальными полосками, затягивается назад и, свиваясь в шнур, попадает в пищевод. Сеть заполняет всю глотку, ограниченную перифарингеальными полосками, жаберной перемычкой и пищеводом. О таком типе питания уже сообщалось, но был описан и другой способ, когда частицы захватывались отдельными слизистыми тяжами. Мейдин считает, что этот второй, более медленный способ не используется в естественных условиях. Более 90% наблюдавшихся сальп питались практически непрерывно, а обновление слизистой происходило чрезвычайно быстро — от 10—30 с до нескольких минут в зависимости от вида и окружающих условий.

Избирательность по размеру частиц, по-видимому, отсутствовала, а исключительно тонкий фильтрующий механизм позволял захватывать частицы размером примерно 1 мкм; максимальный размер, по-видимому, 1 мм. Хотя большинство частиц — это фитопланктон и нанопланктон, поедались также фораминиферы, радиолярии и тинтинниды. Необычайно интенсивное питание таких непрерывно питающихся животных, особенно при высокой скорости размножения и плотности скоплений, должно иметь большое экологическое значение. Некоторые данные о скоростях питания рассмотрены ниже. Харбайсон и Гилмер [543] подтвердили, что слизистая сеть Pegea confederata может захватывать частицы размером 0,7 мкм. Таким образом, сальпы — важное звено в пищевой сети, которая начинается с очень мелкого нанопланктона. Фекальные комочки и органические остатки, например мертвые оболочки многочисленных мигрирующих Salpa aspersa, могут вносить заметный вклад в удовлетворение пищевых потребностей батипелагических и бентосных организмов [1425] (см. гл. 5).

КОЛИЧЕСТВО ПИЩИ

Помимо специфических пищевых потребностей, при рассмотрении питания зоопланктона необходимо учитывать количество пищи, потребное для существования, роста и размножения. Многие питающиеся взвесью животные используют фильтрацию как один из основных способов питания, поэтому для установления количества пищи, необходимого зоопланктону, обычно определяют скорость фильтрации животных, особенно копепод. Результаты обычно представляли как объем профильтрованной («осветленной») воды в единицу времени, однако, учитывая недавно полученные сведения о вариантах сестонофагии, сейчас принято выражать данные в единицах массы потребленной пищи (или в единицах углерода либо азота) на одно животное или на единицу массы тела. Скорость питания представляется часто как скорость поглощения, которую необходимо отличать от скорости фильтрации.

Фильтрация у каляноид может начинаться в основном автоматически, но прекращаться — сознательно. Ее скорость зависит от физических и химических параметров, обычно считается, что скорость фильтрации с увеличением температуры возрастает [449]. Возраст культуры, обусловленный растворенными в среде органическими и неорганическими веществами, а также составом клеток, может влиять на скорость фильтрации, причем важным фактором является объем воды на одно животное (вместимость сосуда) (см. ниже). Ранее считалось, что концентрация пищи почти не влияет на скорость фильтрации, но сейчас это мнение необходимо пересмотреть, так как при очень высоких концентрациях пищи фильтрация может подавляться.

Фуллер [449] получил некоторые данные о суточном ритме интенсивности питания и пришел к выводу, что свет может уменьшать интенсивность питания. Уимпенни [1436] на основании полевых наблюдений также считает, что у Calanus и некоторых мелких каляноид существует определенный суточный ритм питания. Однако Голд [474], наблюдая Calanus в полевых условиях и в лаборатории, пришел к выводу, что копеподы могут иметь полные желудки в любое время суток и питаться непрерывно в течение длительного периода. Различия в питании у копепод, обитающих ночью вблизи поверхности, а днем на больших глубинах, могут быть связаны с относительной численностью фитопланктона в разных слоях.

Проведение чистых опытов по скорости питания копепод затруднено необходимостью поимки здоровых животных одного и того же вида и возраста, а также приготовления и поддержания в стандартном состоянии и одинаковой фазе роста требуемого объема и концентрации пищевой культуры водорослей. Сопоставление результатов опытов по определению скорости питания и полевых наблюдений также связано со значительными трудностями. Вместе с тем проведение опытных работ необходимо.

В некоторых ранних работах, в которых скорости питания оценивались путем подсчета клеток, были получены низкие величины. По

данным Фуллера и Кларка [450], скорость фильтрации воды для V копеподитной стадии Calanus finmarchicus, питающейся Nitzschia, составила 5—6/(экз· сут). Оценки энергетических потребностей копепод показали, что при средней концентрации водорослей у мыса Код только для поддержания существования животные должны отфильтровывать 70 мл/сут. Однако Харви [561] обнаружил значительно более высокие скорости фильтрации у Calanus finmarchicus, хотя его опыты охватывали сравнительно короткие периоды времени. У Lauderia средняя скорость составила 3 мл/ч на особь, а у Ditylum — 7 и даже 10 мл/ч. Эти величины соответствуют приблизительно 70 мл профильтрованной за день воды для Lauderia и значительно большему объему для Ditylum, если такие скорости сохраняются в течение суток. Более вероятно, что со временем скорости уменьшаются. Вероятно, в опытах Фуллера и Кларка фильтрация тормозилась из-за малых объемов воды, а Nitzschia отфильтровывается менее активно, чем Ditylum, из-за крупного размера последнего. Скорость фильтрации V стадии Calanus, питавшейся культурами жгутикового Chlamydomonas (несколько крупнее, чем Nitzschia), колебалась от 40 до 100 мл/сут, составляя в среднем около 80 мл/сут [473]. В опытах, длившихся 18—24 ч, скорость рассчитывалась по следующему уравнению:

$$F = \frac{(\lg C_0 - \lg C_t)V}{t \lg e},$$

где F — объем профильтрованной воды; C_0 и C_t — начальная и конечная концентрация клеток, V — объем воды на одно животное, t — время.

Голд считал, что скорость фильтрации не зависит от концентрации пищи, хотя, возможно, копеподы питались с перерывами. Сравнение скоростей фильтрации в опытах с использованием Chlamydomonas и диатомей приблизительно равного размера показало, что скорость фильтрации для диатомей значительно ниже. Очевидно, что, хотя избирательность по размеру играет важную роль в фильтрационном питании, другие факторы, характеризующие качество пищи, могут влиять на скорость питания.

Маршалл и Орр [846] кормили Calanus различными монокультурами диатомовых, динофлагеллят и жгутиковых (Chlorophyceae, Chrysophyceae и Cryptophyceae), предварительно помеченных радиоактивным фосфором (^{32}P). Объем отфильтрованной культуры оценивался по радиоактивности культуры и тел копепод с учетом содержания изотопов в фекалиях и в каждом из образованных яиц. Хотя почти все культуры свободно отфильтровывались, скорость питания значительно колебалась даже при использовании одних и тех же пищевых организмов. При самых высоких концентрациях пищи скорости несколько снижались, однако концентрация пищи и скорость фильтрации были, по-видимому, слабо связаны между собой. Отдельные особи копепод, однако, резко различались по характеру питания. В одном и том же опыте некоторые животные питались очень активно, а другие прекращали питаться, хотя все животные выглядели здоровыми. Половозрелость и другие факторы, влияющие на физиологическое состояние живот-

ного, вероятно, отражаются на скорости фильтрации. Могут иметь значение также время года и возраст используемой в пищу культуры и питающихся ею животных.

Маршалл и Орр [846] считают, что Calanus не относится к животным, питающимся автоматически; копеподы могут прекращать фильтрацию или уменьшать ее скорость при очень высоких концентраци-

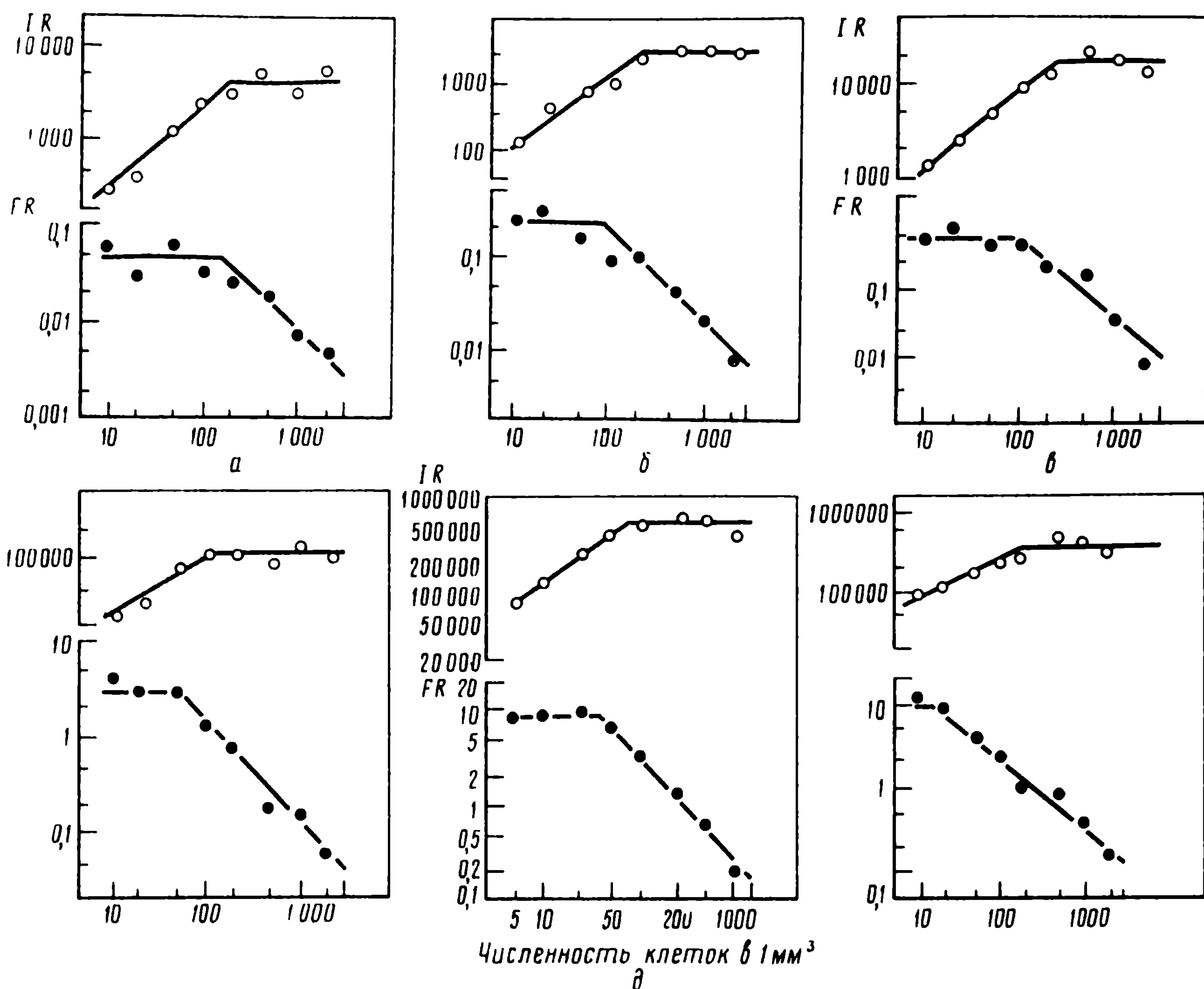


Рис. 6.11. Зависимость скорости фильтрации (*FR*) и поглощения (*IR*) у шести возрастных групп Artemia (*а—е*), питающихся Phaeodactylum, от концентрации клеток. Масштаб по осям — логарифмический [1124]

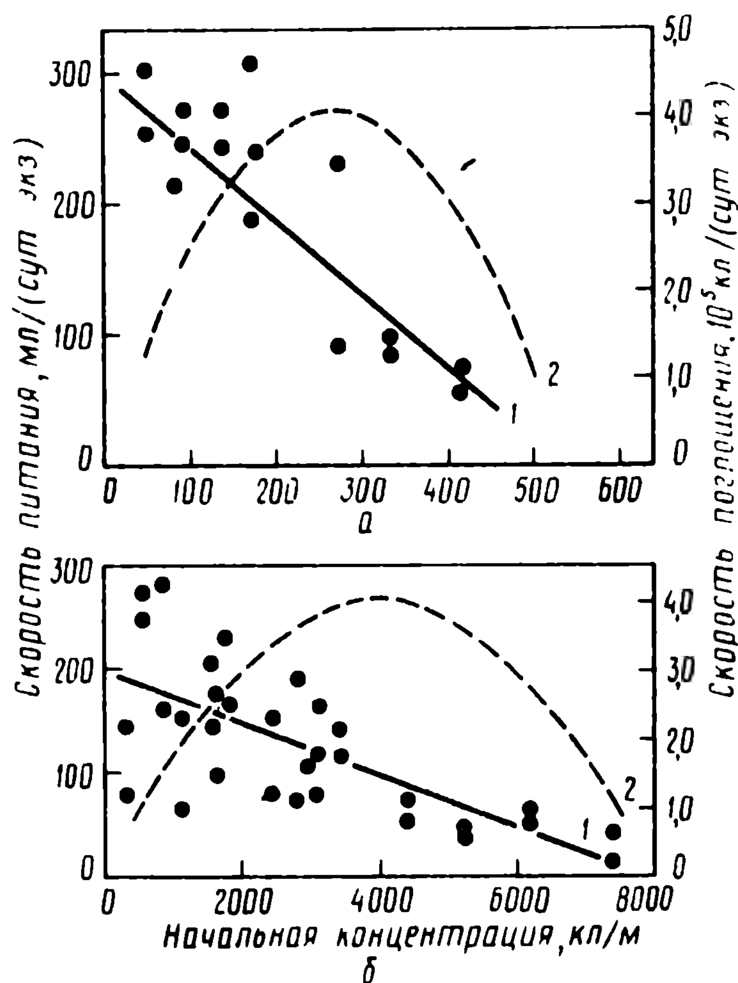


Рис. 6.12. Скорость питания самок Calanus hyperboreus при различных концентрациях пищи:

а — Ditylum brightwellii; *б* — Thalassiosira fluviatilis; *1* — скорость питания; *2* — скорость поглощения пищи [940]

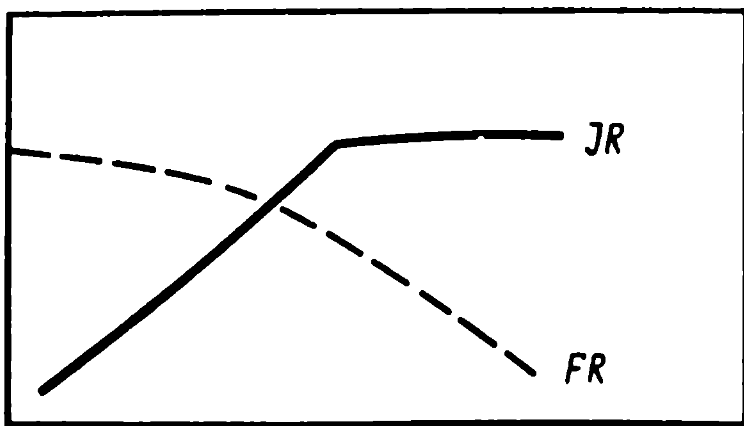
ях пищи. Маршалл и Орр полагают, что Calanus скорее оказываются неспособными использовать всю доступную им пищу, чем испытывают ингибирующее влияние избытка водорослей.

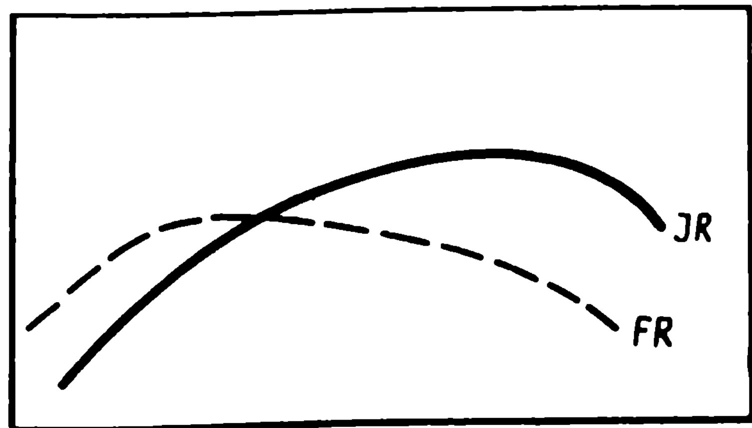
Близкий к автоматическому характер питания животных изучал Рив [1124]. Работая с культурами Artemia, он стремился получить животных, фильтрующая способность которых была бы стандартизована по возрасту и размеру. Хотя результаты получены не на планктонном животном, они могут оказаться полезными при исследовании фильтрации зоопланктона. Используя для расчета скорости фильтрации формулу Голда, Рив показал, что при сравнительно низких численностях клеток скорость фильтрации (FR) была практически постоянна, но при увеличении концентрации клеток она снижалась. Скорость поглощения (IR), рассчитанная по уравнению

$$IR = \frac{V(C_0 - C_t)}{t},$$

возрастает с увеличением численности клеток до максимума и затем остается постоянной (рис. 6.11). Artemia рассеивает накопленную пищу, которая отфильтровывается при концентрациях выше максимальной, что указывает на близкий к автоматическому характер фильтрации. Рив показал также, что максимальная скорость возрастает с увеличением размера тела Artemia, а при использовании двух монокультур водорослей с разным размером клеток (Chlorella и Dunaliella) максимальная скорость изменяется обратно пропорционально объему клеток.

Исследования Муллина [940] по питанию Calanus показали, что скорость фильтрации до некоторой степени зависит от продолжительности опыта. При использовании нескольких культур водорослей (Asterionella, Ditylum) скорости вначале были высоки, а затем уменьшались. В кратковременных (4—8 ч) опытах скорости двух видов диатомовых достигли 150—350 мл/(экз·сут). В полном 24-часовом опыте с Calanus helgolandicus получены значительно более низкие скорости — 20—55 мл/сут. Опыты Муллина с Calanus hyperboreus, однако, дали результаты, сходные с теми, которые получил Рив с Artemia: выявлена четкая зависимость скорости фильтрации от концентрации пищи. Муллин рассчитал также скорости поглощения. Наблюдалось ожидаемое увеличение скорости поглощения по мере увеличения плотности культуры при низких концентрациях, но при более высоких концентрациях клеток достигалась оптимальная скорость, вслед за чем при еще больших плотностях клеток скорость поглощения снижалась. Оптимальная концентрация зависела от размера используемых диатомовых (Ditylum, Thalassiosira), следовательно, максимум — это объем пищи при максимальном рационе. Однако в отличие от результатов Рива в зоне максимума, по-видимому, не наблюдалось резкого выхода кривой на плато (рис. 6.12). Хотя данные по скорости фильтрации имеют значительное рассеяние, в общем по мере возрастания концентрации частиц скорость снижается. Считалось, что у зоопланктонных видов между скоростью фильтрации и концентрацией пищи существует два типа зависимости. Во многих случаях скорость фильтра-





Концентрация частиц

Рис. 6.13. Два типа зависимости между скоростью фильтрации и концентрацией пищи. *FR* — скорость фильтрации; *IR* — скорость поглощения пищи

ции не меняется при низких численностях клеток, но уменьшается при достижении максимального рациона (рис. 6.13, *а*); в других случаях при очень низких концентрациях частиц скорость фильтрации может уменьшаться, но при увеличении численности клеток она возрастает и достигает максимума, после чего дальнейшее увеличение концентрации частиц вызывает уменьшение скорости фильтрации (рис. 6.13, б).

Наблюдения Анраку [33] над некоторыми видами копепод (Calanus, Pseudocalanus и Acartia), питающимися водорослями, и несколькими хищными видами (Centropages, Tortanus, Labidocera), питающимися Artemia, дали в общем сходные результаты, показывающие, что оптимальная скорость поглощения достигалась при увеличении концентрации пищи. Существование определенной зависимости между количеством съеденной пищи и размерами копепод подтвердил Муллин [940], который при сравнении скоростей питания ограничился видами одного рода Calanus. Было показано, что самки любого вида поедали больше, чем V копеподитная стадия, и количество съеденной пищи уменьшалось пропорционально уменьшению размеров тела в следующем порядке: C. hyperboreus, C. glacialis, C. finmarchicus (sensu stricto), C. helgolandicus.

Хак [540], изучавший питание Metridia lucens и Metridia longa, которые отфильтровывали Dunaliella, также обнаружил обратную зависимость между скоростью фильтрации и концентрацией пищи. У M. lucens при концентрации пищи 1,2 мкг/мл ($\equiv 32 \cdot 10^3$ кл/мл) скорость поглощения увеличивалась до максимальной, составлявшей 3 мкг органического вещества на особь в сутки, но затем постепенно уменьшалась. У M. longa скорость поглощения была несколько ниже, но продолжала увеличиваться до максимальной, которая составляла 4,1 мкг органического вещества на экземпляр в сутки при концентрации пищи 2,8 мкг/л ($75 \cdot 10^3$ кл/мл) (рис. 6.14). На предпочитаемой животной пище (науплии Artemia) поглощение также достигало максимума и затем снижалось по мере увеличения концентрации пищи. Максимальная скорость составила 54 мкг органического вещества для M. lucens и 16 мкг органического вещества на экземпляр в сутки для M. longa, обе величины были значительно выше, чем при питании фитопланктоном. Кроме избирательности по отношению к животной пище, особенно у M. lucens, у обоих видов заметно различались скорости

фильтрации и максимальные количества поглощенной пищи при питании разными смесями нескольких видов водорослей (как правило, двух видов), причем более крупные клетки отфильтровывались обычно более эффективно. Скорости питания при кормлении смешанными культурами водорослей также увеличивались.

Годи [468] сообщает о сходных результатах, полученных при изучении скоростей питания четырех видов копепод. У Calanus helgolandicus, питавшегося одним видом водорослей (Phaeodactylum, Skeletonema, Ditylum, Lauderia, Asterionella), максимальные скорости питания значительно варьировали [приблизительно 10—100 мл/(экз·сут)], но были значительно выше, чем у всеядных видов Centropages typicus (в основном меньше 1 мл/сут), Temora stylifera (5—30 мл/сут) и Acartia clausi (менее 3 мл/сут). Скорость поглощения, превышающая минимальную, возрастает по мере увеличения концентрации пищи до максимальной и затем остается относительно постоянной. При высоких численностях клеток скорость фильтрации снижалась. При питании несколькими видами водорослей скорости питания Centropages и Temora могли возрастать, но наблюдалась значительная избирательность, в первую очередь поедалась Lauderia. Единственным важным фактором был, по-видимому, размер клетки. Скорости фильтрации могут зависеть не только от концентрации клеток, но и от их формы и размера [304].

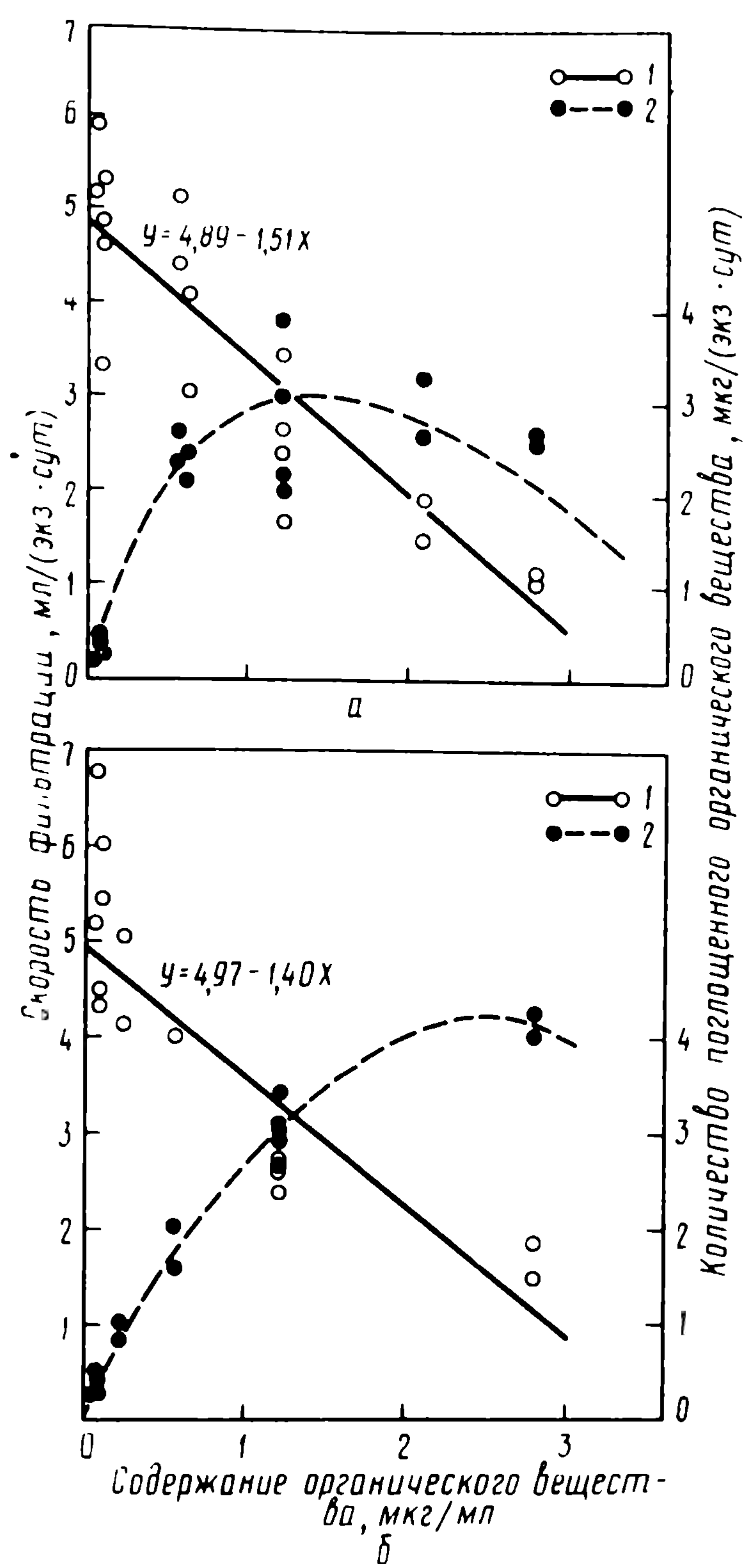


Рис. 6.14. Скорости фильтрации (*1*) и поглощения пищи (Dunaliella) (2) при различных ее концентрациях [540]:

а — Metridia lucens; *б* — M. longa

В настоящее время общепризнано, что каляноиды питаются не автоматически и у таких видов, как Calanus, контроль питания осуществляется, по-видимому, несколько жестче, чем у такого полуавтоматического фильтратора, как Artemia [264]. Очевидно, что часто наблюдаемое уменьшение скорости фильтрации с возрастом культуры не обязательно объясняется наличием каких-либо вредных продуктов обмена водорослей, но может быть следствием различного содержания органического вещества (калорийности) в клетках. Фрост [445], работавший с клетками разного размера, но одинаковой (таблетковидной) формы, показал, что с увеличением концентрации клеток скорость поглощения увеличивается до максимальной, после чего остается отно-

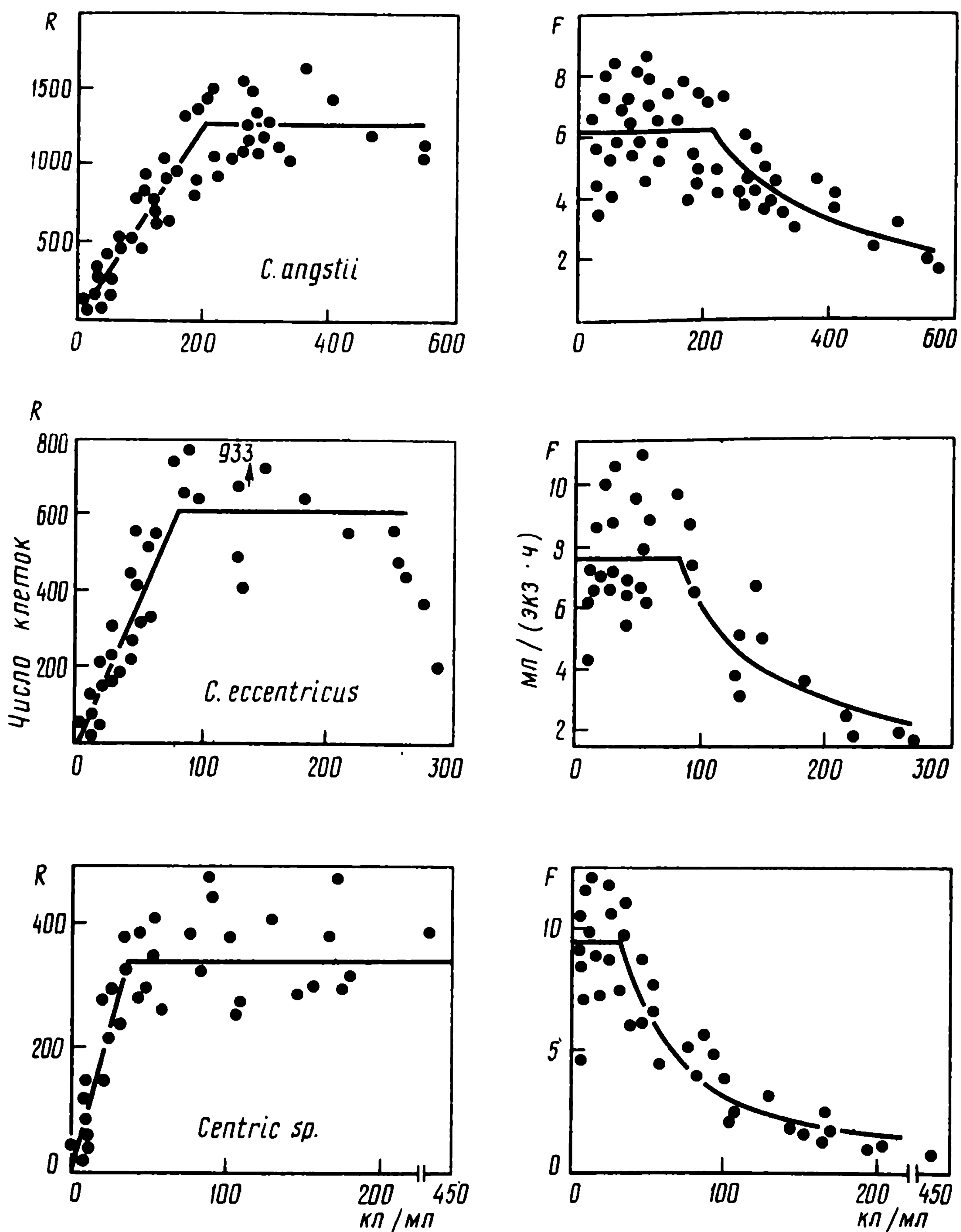


Рис. 6.15. **Влияние концентрации клеток на скорость поглощения *R* (число клеток) и профильтрованный объем воды *F* [в мл/(экз · ч)] у взрослых самок Calanus, питающихся Coscinodiscus angstii, C. eccentricus и другими центрическими видами [445]**

сительно постоянной. Если копеподы предварительно выдерживались без пищи, то плато максимального потребления пищи оказывалось выше. Оптимальные величины, полученные Анраку, Муллином и другими, могут представлять собой артефакт, связанный с недостаточно благоприятными условиями содержания животных. По данным Фроста, скорости фильтрации остаются постоянными при низких концентрациях клеток и с увеличением концентрации снижаются (рис. 6.15, 6.16).

Важно отметить влияние размера клеток. При увеличении численности клеток самых крупных диатомей (округлой формы) скорости фильтрации начинали снижаться раньше и быстрее, чем при фильтрации самых мелких водорослей Thalassiosira fluvialis. Из-за различий в методиках опытов данные о количестве профильтрованной («осветленной») воды и поглощенной определенным видом копепод пищи значительно варьируют. В табл. 6.7 приведены данные о морских копеподах, за исключением некоторых более хищных видов [841]. По поводу влияния использованного в опытах объема воды (вместимости сосудов) существуют разные мнения [841]. По мнению Кушинга [301], чтобы данные опытов были применимы к полевым условиям, необходимо использовать большие объемы. Ниже приведена зависимость количества воды, профильтрованной Temora longicornis, от вместимости сосуда [301]:

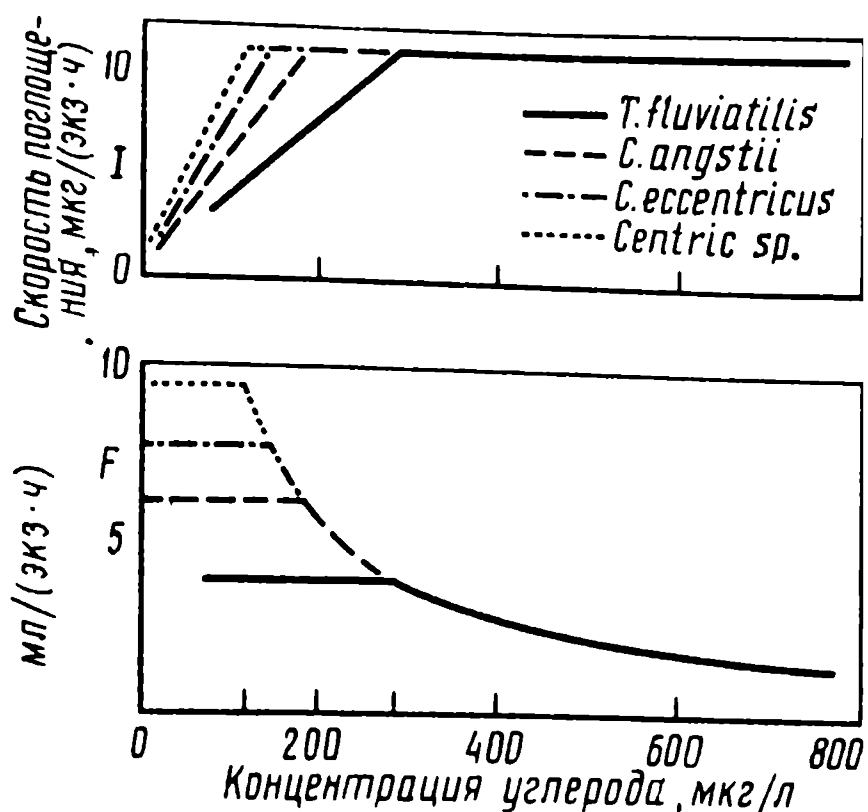


Рис. 6.16. Влияние размера (вида) и концентрации пищевых частиц (в единицах массы углерода) на скорость поглощения *I* и профильтрованный объем *F* у взрослых самок Calanus [445]

Вместимость сосуда, мл	Объем воды, мл/сут
5	6
25	13
100	26
500	150

Одной особи Calanus или Anomalocera требовался объем, равный нескольким литрам. Хотя многие исследователи не считают необходимым использовать такие большие количества воды, слишком малый объем явно ограничивает питание. Джин и Харгрейв [477], например, показали, что смесь трех видов каляноид в основном Acartia tonsa, отфильтровывала 5—6 мл/сут в лабораторных сосудах, но в больших цилиндрах с нейлоновым покрытием, подвешенных в озере, скорость фильтрации возрастала до 30 мл/сут. В опытах Корнера [276] с использованием непрерывной проточности скорость фильтрации у Calanus helgolandicus составила 10—36 мл/сут.

Кушинг [303] пытался согласовать резкое уменьшение природных концентраций водорослей из-за выедания их калянусом в районе Северного моря с обычно низкими скоростями питания, наблюдаемыми в лабораторных опытах. Такие копеподы, как Calanus и Anomalocera, могут профильтровывать более 1000 мл/сут, хотя используют при этом необычный способ фильтрационного питания. Для объяснения этого явления он разработал специальную теорию [304]. Предполагается, что копеподы обнаруживают пищевые частицы и затем захватывают их. Хотя считалось, что волоски на антеннулах играют

Таблица 6.7. Поглощение пищи разными копеподами [841]

Вид	Длина, мм	Пища	Скорость фильтрации		Методика	Источник
			мл/(экз·сут)	мл/мг сухой массы·сут		
Calanus finmarchicus, самки	(3—4)	Клетки диаметром менее 10 мкм	0—4	—	^{32}P	[845]
C. finmarchicus, самки		Клетки диаметром более 10 мкм	0—84	—	^{32}P	[845]
C. finmarchicus, поздние стадии		Природная морская вода	1—52	—	Хлорофилл *a* в море	[3]
C. finmarchicus, самки	2,8—4,3	Thal.	35—190	300—2150	Подсчет клеток	[33]
C. finmarchicus, самки	2,7—4	Различные культуры фитопланктона	5—164	—	» »	[940]
C. helgolandicus, самки	(Около 3)	Природная морская вода	10—36	—	Опыты с проточностью	[276]
C. pacificus, самки	—	Dit., Go.	68—123	—	Подсчет клеток	[940]
C. pacificus, самки	—	L.	201—835	—	» »	[1005]
C. pacificus, самки	—	Gym.	316—1428	—	» »	[1005]
C. hyperboreus, самки	6,3—8,5	Различные культуры фитопланктона	0—329	—	» »	[940]
C. glacialis, самки	4,4—5,2	» »	9—448	—	»	[940]
Neocalanus gracilis, самки	3,0—3,7	Cos., Thal., Art.	20—222	—	» »	[940]
Nannocalanus, minor, самки	1,8—1,9	Cos., Thal., Art.	18—22	—	» »	[940]
Rhincalanus nasutus, самки	3,8—4,3	Art.	17	—	Подсчет	[940]
R. nasutus, самки	—	Thal., Art.	98—669	—	»	[943]
R. cornutus, самки	3,1—3,4	Thal., Art.	16—120	—	»	[941]
Eucalanus attenuatus, самки	3,8—5,8	Thal., Art.	15—101	—	»	[941]
Pseudocalanus minutus, самки	1,2—1,6	Thal.	6—40	750—3500	Подсчет клеток	[33]
R. minutus, самки	—	Жгутиковые	5—6	—	» »	[477]
P. elongatus, самки	(1,4)	Различные культуры фитопланктона	0—12	—	^{32}P	[852]
Chirundina indica, самки	3,3—3,9	Thal., Cy., Art.	49—197	—	Подсчет	[940]
Euchirella curticauda, самки	3,6—3,7	Art.	264	—	»	[940]
E. bella, самки	3,1—3,9	Art.	232	—	»	[940]

Euchaeta acuta, самки	3,2—3,9	Art.	85	—	»	[940]
Scolecithrix danae, самки	1,7—2,0	Art.	118	—	»	[940]
Lophothrix latipes, самки	2,9—3,1	Cos., Art,	31—58	—	»	[940]
Centropages typicus, самки	(1,3—1,8)	Thal.	5—50	30—540	Подсчет клеток	[35]
C. typicus	—	Диатомовые	0—11	—	» »	[466]
C. hamatus, самки	(1,4)	Thal.	1—15	65—1200	» »	[35]
C. hamatus	—	Различные культуры фитопланктона	0—6	—	^{32}P	[852]
Diaptomus oregonensis	(1,3—1,5)	Нанопланктон	1—2,5	—	^{14}C	[1147]
D. oregonensis	—	Жгутиковые, природный фитопланктон	0—13	—	Подсчет клеток	McQueen, 1970
Temora longicornis, самки	(1—1,5)	Skel.	1—27	—	^{32}P	[121]
T. longicornis	—	Различные культуры фитопланктона	0—21	—	^{32}P	[852]
T. longicornis, самки	—	Жгутиковые	5—6	—	Подсчет клеток	[477]
Metridia lucens, самки	(2,5—3)	Ch., Cri.	0,4—1,3	—	^{32}P	[852]
M. lucens	—	Смесь культур фитопланктона	1—15	—	Подсчет клеток	[540]
M. lucens	—	Смесь культур фитопланктона, Art.	18—31	—	Подсчет	[540]
M. longa	(4—4,5)	Смесь культур фитопланктона	1—5	—	»	[540]
M. longa	—	Смесь культур фитопланктона, Art.	3—7	—	»	[540]
Pleuromamma xiphias, самки	4,2—5	Art.	520	—	»	[940]
P. abdominalis, самки	3—3,4	Art.	210	—	»	[940]
P. gracilis, самки	1,7—1,8	Art.	73	—	»	[940]
P. piseki, самки	1,7—1,8	Art.	110	—	»	[940]
Labidocera acutifrons, самки	3,3—3,9	Art.	80	—	»	[940]
L. aestiva, самки	1,8—2,0	Art.	—	20—1400	»	[33]
Acartia tonsa, самки	(1—1,2)	Skel.	8—25	—	Подсчет клеток	Conover, 1956
A. tonsa, самки	—	Thal.	1—105	200—8500	» »	[33]
A. clausi, самки	(1,2—1,3)	Thal.	3—20	400—5000	» »	[33]
A. clausi, самки	—	Различные культуры фитопланктона	0—11	—	^{32}P	[845]
A. clausi	—	Природный фитопланктон	5—6	—	Подсчет клеток	[477]
Tortanus discaudatus	2—2,3	Art.	—	220—1700	Подсчет	[35]

В скобках приведена длина тела животных из работы Сарза [1222] или Уилсона [1429].

Сокращения в названии пищи: Art. — науплии Artemia; Cos. — Coscinodiscus sp.; Cy. — Cyclotella sp.; L. — Lauderia borealis; Skel. — Skeletonema costatum; Thal. — Thalassiosira fluviatilis; Ch. — Chaetoceros sp.; Dit. — Ditylum brightwellii; Gym. — Gymnodinium splendens; Go. — Gonyaulax sp.; Cri. — Cricosphaera elongata.

важную роль в обнаружении водорослей, было показано, что при удалении придатков захватывание клеток ухудшалось незначительно. Однако частицы могут захватываться и с помощью других сенсорных образований на придатках. «Дистанция обнаружения» у Calanus считалась равной 0,1—0,6 мм, хотя, возможно, она и занижена [1045]. Кушинг рассчитал объемы профильтрованной воды, исходя из скорости плавания копеподы по отношению к ее длине и времени, необходимому, чтобы найти, захватить и съесть клетку в зависимости от концентрации клеток. Рассчитанные объемы, помимо дистанции обнаружения, зависели от размеров и численности клеток. При высоких концентрациях клеток наиболее важный фактор — размер водорослей.

Количество потребленной копеподами пищи, по-видимому, возрастает по мере увеличения численности клеток, что позволило Парсонсу с сотрудниками [1019, 1022, 1023] применить уравнение, впервые использованное Ивлевым для описания питания рыб и связывающее суточный рацион и концентрацию пищи. Предложенная Ивлевым зависимость имеет следующий вид:

$$r = R(1 - e^{-kp}),$$

где r — количество поглощенной пищи при численности жертв p; R — максимальный рацион.

Таким образом, с увеличением концентрации пищи рацион возрастает до максимального уровня. Опыты Парсонса и др. [1022] по питанию показали, что зоопланктон обычно не питается при концентрации пищи ниже определенного уровня (P_0). На этом основании Макаллистер [492] предложил другое уравнение:

$$I = I_m(1 - e^{-\delta(P - P')}),$$

где I — скорость поглощения фитопланктона на животное; I_m — максимальная скорость поглощения; P — средняя концентрация фитопланктона во время питания; P' — минимальная концентрация фитопланктона, необходимая для начала фильтрации; δ — постоянная, характеризующая скорость изменения поглощения с увеличением концентрации пищи.

На рис. 6.17 показаны результаты опытов с Calanus pacificus, который питался ночью и непрерывно в течение суток. Макаллистер установил, что при концентрации пищи ниже 15 мкг С/л питание не начинается, а при увеличении концентрации скорость поглощения увеличивается до максимальной. На рис. 6.17 указано несколько величин постоянной скорости изменения поглощения δ. Парсонс и др. [1023] содержали Calanus plumchrus на природном фитопланктоне из пролива Джорджия.

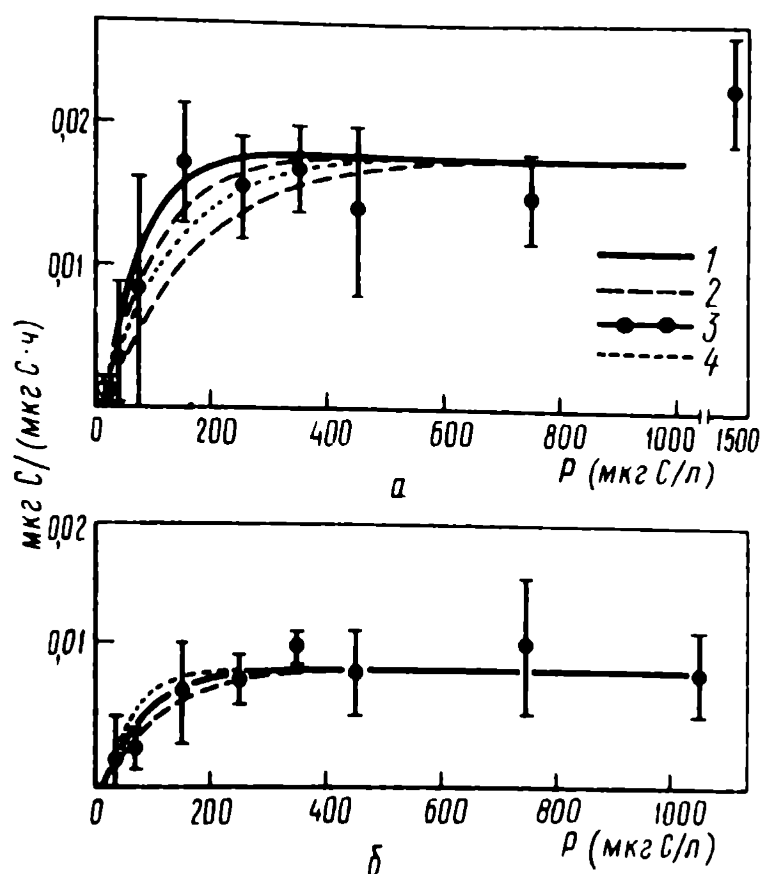
На рис. 6.18 показаны пороговые концентрации и концентрации, при которых достигается максимальный рацион. В некоторых опытах было показано, что максимальный рацион достигается при концентрации фитопланктона, превышающей максимально возможную в природе. Кроме концентрации, очевидно, имеет значение тип фитопланктона. Пороговые концентрации, согласно расчетам, колебались от 50 до 190 мкг С/л для разных популяций фитопланктона; максимальный рацион составлял примерно 400 мкг С/л. В табл. 6.8 приведены оценки

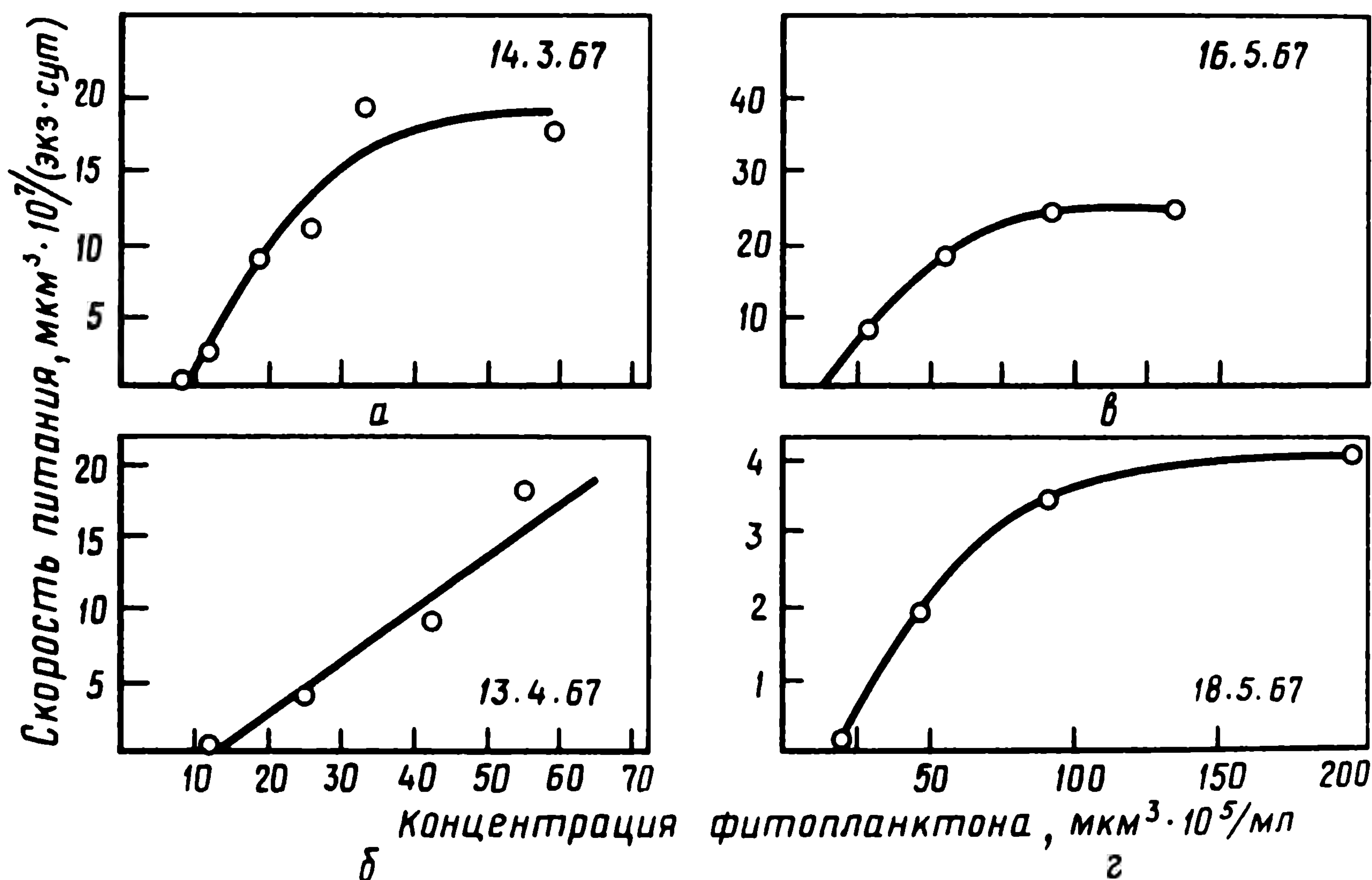
Рис. 6.17. **Зависимость между скоростью поглощения (в единицах массы углерода фитопланктона на единицу массы углерода зоопланктона в час) и концентрацией фитопланктона [792]:**

а — для копепод, питающихся ночью; графики построены при $I_M = 0{,}0180$, $P' = 15: \delta = 0{,}0153$; $2 - \delta = 0{,}0109$; $3 - \delta = 0{,}0081$; $4 - \delta = 0{,}0063$; *б* — для постоянно питающихся копепод графики построены при $I_M = 0{,}0080$, $P' = 15$: $1 - \delta = 0{,}0140$; $2 - \delta = 0{,}0184$; $3 - \delta = 0{,}0098$

Рис. 6.18. **Питание зоопланктона при различных концентрациях фитопланктона:**

а — Calanus pacificus, потребляющий Thalassiosira spp.; *б* — Calanus plumchrus, III и IV стадии, поедающие Skeletonema costatum и мелкие жгутиковые водоросли; *в* — Calanus plumchrus, V стадия, потребляющий Skeletonema costatum и мелкие жгутиковые водоросли; *г* — Pseudocalanus minutus и Oithona, питающиеся Skeletonema costatum и мелкими жгутиковыми водорослями [1023]





рациона относительно массы тела копепод, а также данные по питанию Pseudocalanus. Коркетт и Макларен [275] обобщили результаты исследований по питанию этой каляноиды. Они использовали различные пересчетные коэффициенты, чтобы сравнить данные разных исследователей о концентрации пищи. Оказалось, что для достижения максимальной скорости поглощения требуются совершенно разные концентрации фитопланктона (рис. 6.19). Частично это может объясняться оседанием клеток в культуре или неадекватной фильтрацией (табл. 6.9). Паффенхофер и Харрис [1008] использовали большие

Таблица 6.8. Сводка экспериментальных данных о составе и концентрации фитопланктона, необходимых для достижения максимальных рационов [1023]

Доминирующий зоопланктон	Модальный размер клетки, мкм	Доминирующий фитопланктон	Концентрация фитопланктона, мкг С/л		Максимальный рацион, мг С/(экз·сут)	Средняя масса тела зоопланктера, мг С	Рацион, % массы тела в сутки
			мин	макс			
Pseudocalanus minutus Kröyer	8, 14	Skeletonema costatum и микрожгутиковые	81	Свыше 163	0,0004	0,010	4,0
Calanus pacificus Brodsky	90	Thalassiosira spp.	142	Свыше 305	0,0168	0,100	16,8
Calanus pacificus	57	Thalassiosira spp.	85	380	0,0184	0,100	18,4
Calanus pacificus и Calanus plumchrus, IV стадия	45	Thalassiosira spp.	48	Свыше 205	0,0202	0,100	20,2
Calanus plumchrus, III и IV стадии	5, 9	Микрожгутиковые	39	Свыше 108	0,0017	0,030	5,7
Calanus plumchrus, III и IV стадии	16	Skeletonema costatum и микрожгутиковые	119	Свыше 520	0,0181	0,030	60
Calanus plumchrus, V стадия	14	То же	62	285	0,0260	0,175	14,8
Pseudocalanus minutes и Oithona sp.	14		190	760	0,0045	0,010	45

вращающиеся сосуды для определения низких уровней насыщения. Рассчитанный суточный рацион (табл. 6.10) оказался весьма вариабельным. Chaetoceros почти никогда не поедался в больших количествах. Имеются, однако, существенные различия в оценке количеств охотно поедаемых видов. Коркетт и Макларен [275] анализируют суточный рацион Pseudocalanus в естественных условиях. Данные Загородней об индексе наполнения кишечников и скорости прохождения пищи через кишечник (около 30 мин) позволили рассчитать рацион в процентах сырой массы тела. Для V копеподитной стадии и взрослых самок он составлял 5,7—12,1 %, что сравнимо со средним рационом, полученным Пуле и равным 11 %. Более широкий диапазон величин (2,2—55,5%), полученный Пуле, связан с сезонными изменениями и питанием младших копеподитных стадий, но Коркетт и Макларен указывают на обычно значительно более высокие насыщающие уровни, получаемые в лабораторных опытах. Годи [468], например, приводит максимальные суточные рационы для четырех видов каляноид, в 3—10 раз превышающие массу их тела.

В открытом океане зоопланктон должен питаться при значительно более низких концентрациях, чем пороговые, полученные в проливе Джорджия. Многие исследователи, в том числе Рив и Вальтер [1133] и Дагг [309], подтвердили в последнее время важную роль пятнистости. Дагг рассматривал как пространственную, так и временную пятнистость и влияние, которое она оказывает на четыре вида копепод. В качестве критерия использовалось выживание при голодании

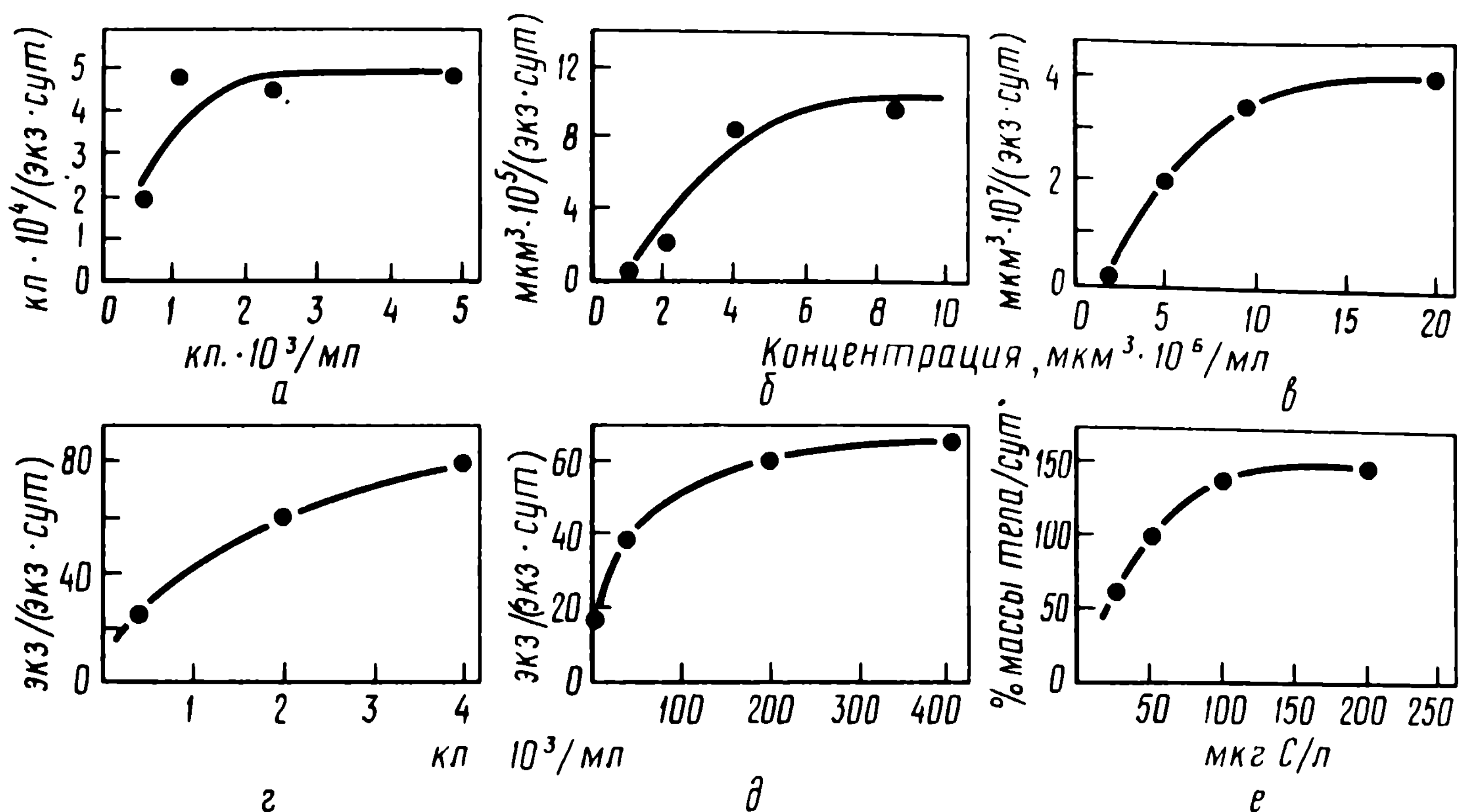


Рис. 6.19. Доказательство существования насыщающих скоростей питания у Pseudocalanus [275]:

а — скорость поглощения диатомовой водоросли Thalassiosira fluviatalis; *б* — скорость поглощения смешанного природного фитопланктона; *в* — скорость поглощения смеси диатомовой водоросли Skeletonema и мелких жгутиковых; *г* — число фекальных комочков, выделенных при питании диатомовой водорослью Lauderia borealis; *д* — число фекальных комочков, выделенных при питании золотистой водорослью Isochrysis galbana; *е* — скорость поглощения (средняя для всех стадий) у Pseudocalanus, питающихся Thalassiosira rotula, в зависимости от номинальной плотности водорослей

и образование яиц при прерывистом питании. Считалось, что Acartia tonsa и Centropages typicus более чувствительны к мелкомасштабной пятнистости, чем Pseudocalanus minutus или Calanus finmarchicus. Рив и Вальтер показали, что скорость питания Acartia tonsa возрастала с увеличением концентрации пищи до максимальной — примерно 350 мкг С/л (пороговая концентрация 7—18 мкг С/л), но скорость поглощения могла увеличиваться при более высоких концентрациях пищи. Пищевое поведение приспособлено лучше к высокой и низкой интенсивности питания, чем к постоянной, в соответствии с пятнистостью фитопланктона. В некоторых отношениях такой тип питания можно сравнить с питанием хищников типа Sagitta hispida и Mnemiopsis mccradyi, плотность жертв которых редко бывает значительной, зато они способны питаться со столь высокой скоростью, что их кишечники заполняются за короткое время и пищевые потребности удовлетворяются на целые сутки.

Огромное значение пятнистости планктона, по-видимому, заключается в том, что она позволяет зоопланктону питаться интенсивно и периодически. Вызывает, однако, некоторые сомнения существование пороговых концентраций пищи для зоопланктона. Форма кривой зависимости скорости потребления пищи от ее концентраци (криволинейная или прямолинейная) также неясна [974]. Последняя может хорошо описывать процесс питания при высоких концентрациях фитопланктона, но при низких концентрациях интерпретация усложняется. В опытах Фроста [447] скорости фильтрации были постоян-

Таблица 6.9. Лабораторные оценки близких к насыщающим концентраций пищи для Pseudocalanus [275]

Вид пищи	Объем клетки, мкм^3	Концентрация фитопланктона при скорости поглощения, равной 90% максимальной		
		кл/мл	мкм^3/мл	мкг С/мл
Thalassiosira fluviatilis	1 370	1 700	$3{,}9 \cdot 10^6$	0,32
Isochrysis galbana	100	160 000	$16{,}0 \cdot 10^6$	2,72
Lauderia borealis	27 000	4 300	$116{,}0 \cdot 10^6$	5,14
Chaetoceros sp.	—	—	$5{,}2 \cdot 10^6$	0,27
Skeletonema и микрожгутиковые	—	—	$11{,}5 \cdot 10^6$	1,09
Thalassiosira rotula	—	—	$1{,}1 \cdot 10^6$	0,09

Таблица 6.10. Оценка близких к насыщению скоростей поглощения пищи Pseudocalanus [275]

Вид пищи	Суточный рацион	
	мкм^3	мкг С
Thalassiosira fluviatilis	$110 \cdot 10^6$	8,74
Chaetoceros sp.	$0{,}8 \cdot 10^6$	0,04
Skeletonema sp. и микрожгутиковые	$40 \cdot 10^6$	3,8
Thalassiosira rotula	$195 \cdot 10^6$	16,1

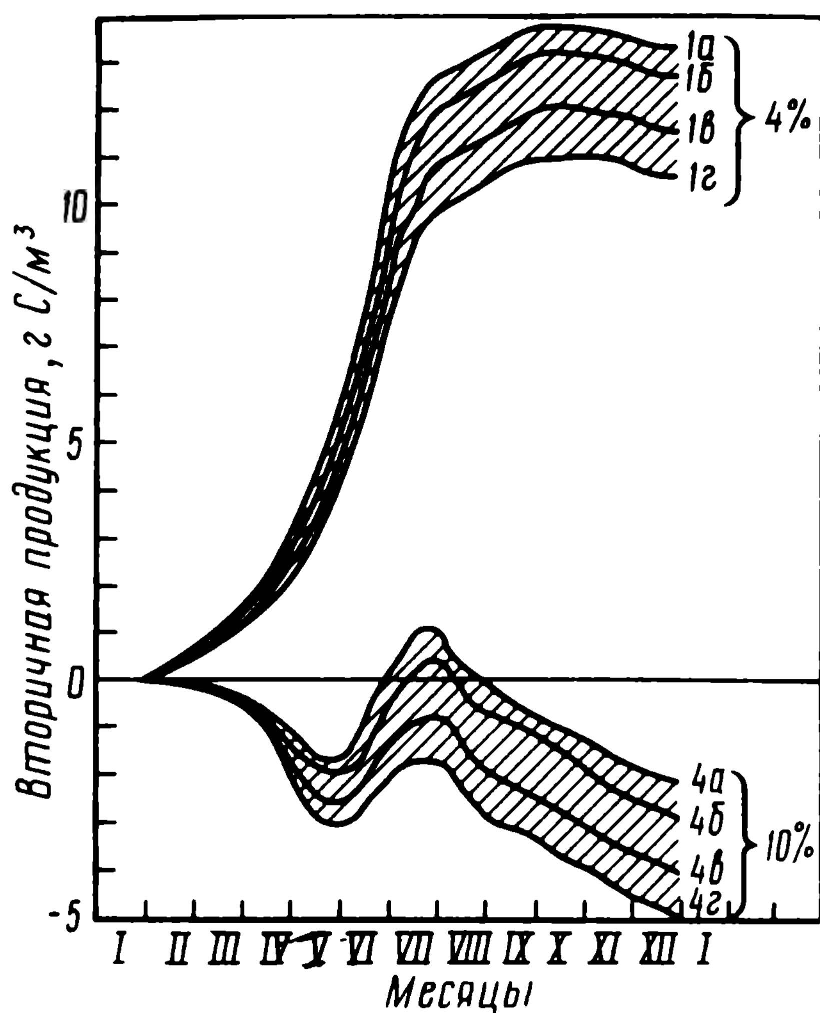
ны при концентрации клеток выше некоторого критического значения, если концентрация становилась ниже этого критического значения, фильтрация замедлялась, хотя и не обязательно прекращалась.

Позднее Лам и Фрост [727] предположили, что пищевое поведение фильтрующих копепод направлено на максимизацию чистого энергетического выигрыша. На основании значительного массива данных о питании Calanus pacificus, охватывающего широкий диапазон размеров пищевых частиц и различные их концентрации, они описали три фазы фильтрационного поведения. При низких концентрациях пищи скорость фильтрации невысока; с увеличением концентрации пищевых частиц она возрастает до максимума, который сохраняется до тех пор, пока при несколько более высокой критической концентрации пищи скорость фильтрации не начнет снижаться. Точка, в которой за максимальной скоростью фильтрации следует ее уменьшение, зависит от размеров пищевых частиц. Как максимальная скорость, так и концентрация пищи, необходимые для достижения максимальных рационов, зависят от размера тела копепод.

Лам и Фрост вывели уравнение, описывающее энергетический выигрыш копепод в зависимости от скорости поглощения, определенной по концентрации пищи, скорости прохождения воды через фильтр и эффективной величины фильтрующей поверхности, при этом усвояемость принималась постоянной. Потери энергии проис-

ходят частично из-за сопротивления в фильтрующем механизме, зависящего от скорости фильтрации, и других общих потерь, связанных с окислительным обменом, который может быть пропорционален квадрату длины тела животного. Сделанные допущения включают существование максимальной скорости фильтрации и максимальной скорости получения энергетического выигрыша, которые не могут быть превышены. Чистая потеря энергии возможна при низкой и очень высокой скорости фильтрации. Модель прогнозирует зависимость между концентрацией пищи и скоростью фильтрации. При очень низких концентрациях пищи, независимо от того, продолжается или прекращается фильтрация, происходит чистая потеря энергии. При увеличении концентрации пищи скорость фильтрации должна соответственно изменяться для максимизации чистого выигрыша. Принимая, что существует предел скорости расхода энергии на фильтрацию, можно считать, что копепода получает выигрыш от увеличения скорости потребления пищи до тех пор, пока не достигается предел поглощения пищи, связанный, например, со способностью животного к ассимиляции. Модель показала также, что с увеличением размера тела копеподы скорость фильтрации возрастает при любой концентрации пищи и при скорости фильтрации ниже максимальной она увеличивается с увеличением размера частиц. На модели, которая также описывает пищевое поведение копепод, стремящихся максимизировать свой чистый энергетический выигрыш, Ломанн [763], кормивший копепод смесью частиц разного размера, показал, что животные питаются оптимально тогда, когда скорость поглощения частиц, размер которых несколько превышает размер наиболее многочисленных частиц в смеси, максимальна. Если рассматривать микрозоопланктон, то средиземноморская тинтиннида Stenosemella ventricosa питается нанопланктонными частицами. Хотя преимущественно поедаются более мелкие частицы (3—12 мкм), выбор по размеру зависит от концентрации частиц; тинтинниды могут переключаться на другие размерные категории и поедать пищу размером до 27 мкм [1096].

Было высказано предположение, что минимальная численность клеток, ниже которой фильтрация прекращается, играет важную роль в природных условиях, поскольку при низкой концентрации фитопланктона численность его может беспрепятственно увеличиваться. Такая концепция «убежища» для фитопланктона может, однако приходить в противоречие с проблемой временно́й изменчивости питания. Макаллистер [792] наблюдал рост двух параллельных серий культур диатомовых, которые в условиях опыта удваивались приблизительно каждые 36 ч. Одна из культур была подвержена непрерывному выеданию, вторая выедалась только ночью (12 ч) таким же количеством копепод. Культура, выедаемая в ночное время, достигала значительно более высокой численности; водоросли могли беспрепятственно расти днем, в то время как при постоянном выедании увеличение было незначительным. Макаллистер впоследствии смоделировал изменения количества фитопланктона и зоопланктона, используя программу для ЭВМ, в которой учитывались такие факторы, как начальная биомасса водорослей, скорость их роста и дыхания, начальная биомасса



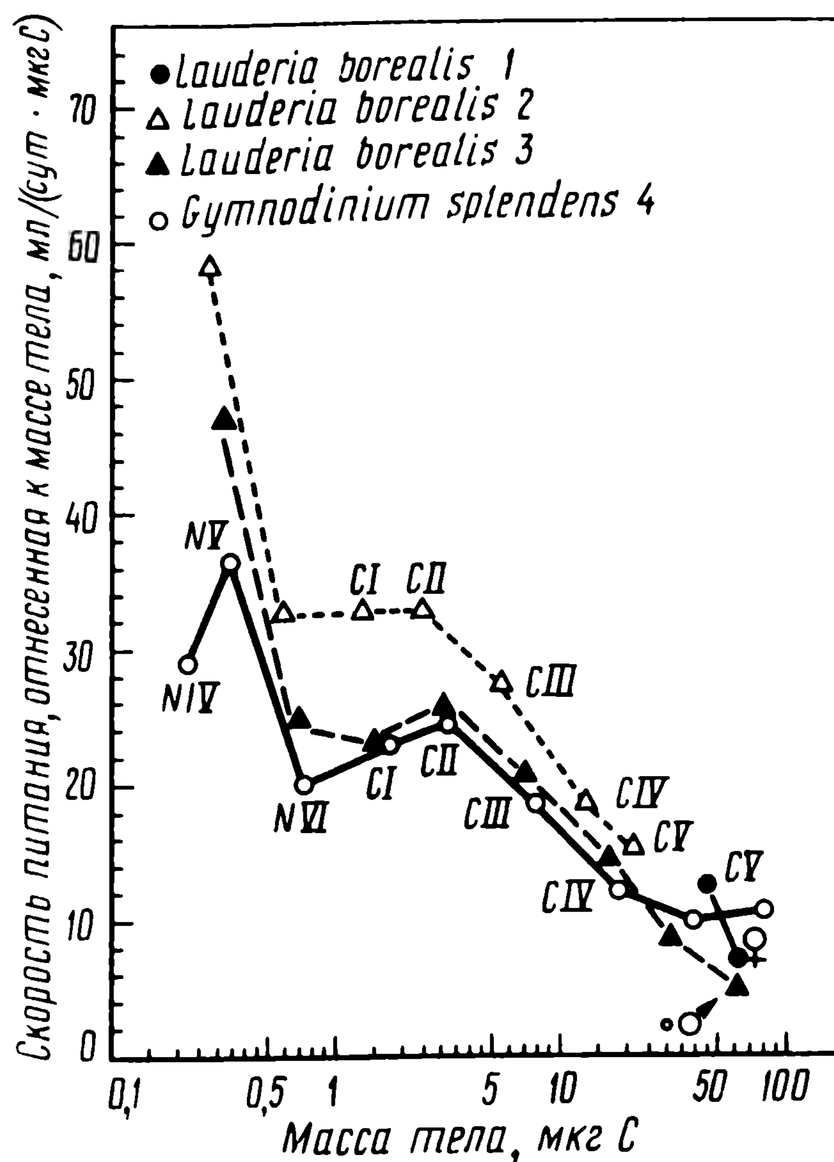


Рис. 6.20. **Кумулятивная месячная вторичная продукция, оцененная по данным полевых наблюдений на океанской станции Р с учетом разных схем выедания и интенсивности дыхания зоопланктона.**

Кривые *1* и *4* характеризуют продукцию, рассчитанную при скорости дыхания зоопланктона соответственно 4 и 10% массы тела в сутки. Кривые *а* и *б* рассчитаны исходя из того, что животные питаются только ночью, причем скорость питания снижалась с разной интенсивностью; кривая *в* характеризует ночное питание с постоянной скоростью, равной среднему из меняющихся значений; кривая *г* — непрерывное питание [792]

Рис. 6.21. Зависимость скорости питания (при 15°С) от массы тела копеподы (Calanus helgolandicus). Скорости питания для IV, V и VI науплиальных стадий, питающихся Lauderia borealis диаметром 36 мкм при концентрации 36 мкг С/л, составляют соответственно 91,5,145,80 и 75,7 мл/(сут· мкг С· экз);

1 — диаметр 36 мкм, концентрация 36 мгк С/л; *2* — диаметр 19 мкм, концентрация 49 мкг С/л; *3* — диаметр 19 мкм, концентрация 101 мкг С/л; *4* — максимальная ширина 60 мкм, концентрация 95 мкг С/л. NIV—NVI — науплиальные, CI—SV — копеподитные стадии [1005]

зоопланктона, скорость пополнения, усвояемость, дыхание и т. д., и специально анализировал дифференцированный эффект непрерывного и ночного выедания, последнее рассматривалось для разных периодов времени.

Поскольку многие исследователи предполагали, что питание после периода голодания происходит очень интенсивно, а с течением времени интенсивность уменьшается [627, 629, 792], хотя некоторые исследования [1005, 1007] этого и не подтвердили, Макаллистер проанализировал также влияние снижающейся интенсивности питания на запас фитопланктона. Хотя ночное питание далеко не всегда обеспечивает высокую биомассу водорослей, продолжительность питания и его интенсивность являются, очевидно, наиболее важными факторами в установлении зависимости между пищевым рационом и концент-

рацией фитопланктона. Чтобы показать различия между постоянным и ночным питанием, Макаллистер дал оценку общей месячной вторичной продукции на станции погоды Р в северо-восточной части Тихого океана (рис. 6.20) с учетом разного характера питания и неодинакового уровня дыхания зоопланктона. В данные скорости роста водорослей и ежемесячных изменений их биомассы были внесены поправки с учетом затрат на дыхание растений, пищевой рацион также был скорректирован с учетом усвояемости и дыхания зоопланктона. Затем величины были рассмотрены раздельно при условии непрерывного питания, только ночного питания и ночного питания с уменьшающейся скоростью.

Количество поглощенной пищи зависит, кроме прочих факторов, от размеров тела данного вида и температуры. Муллин и Брукс [944] наблюдали на примере Rhincalanus и Calanus helgolandicus, что с увеличением размеров тела (возраста) скорость питания увеличивается. Скорость поглощения также непосредственно зависит от температуры: оба вида питались и росли медленнее при 10°С, чем при 15°С, хотя копеподы не обязательно достигали более крупных размеров. Муллин и Брукс показали также, что с увеличением размеров тела (возрастом) скорость поглощения на единицу массы уменьшается. Это подтверждает давно известное положение о том, что в определенных пределах чем меньше размер тела, тем выше скорость обмена. Паффенхофер [1005], который выращивал Calanus helgolandicus в лабораторных условиях, также поддерживает эту точку зрения. Копеподы питались культурами фитопланктона, концентрации которых поддерживались близкими к наблюдаемым у Ла-Хольи (примерно 50 мкг С/л). Скорости питания и поглощения с увеличением массы тела копепод увеличивались приблизительно линейно, но уменьшались в расчете на единицу массы тела. Так, если IV науплиальная стадия поедала приблизительно 0,2—0,8 мкг С/л, что соответствовало скорости фильтрации 4—21 мл, взрослые самки Calanus потребляли 18—69 мкг С/л при скорости фильтрации 286—773 мл/сут. Суточная скорость поглощения составляла 290—480% массы тела у V науплиальной стадии и всего 28—85% у взрослых самок.

Снижение скорости питания на единицу массы тела ясно видно из рис. 6.21; с наибольшей скоростью питалась по сравнению с другими V науплиальная стадия. Максимальные скорости поглощения были у калянуса, питавшегося крупными клетками Lauderia (36 мкм). На рис. 6.22 показаны сравнительно высокие скорости питания, полученные Паффенхофером, особенно с использованием крупных диатомовых. Скорости для Thalassiosira (12—17 мкм) и Chlamydomonas (10—14 мкм) значительно ниже. Для III копеподитной стадии Маршалл и Орр получили скорость фильтрации, равную приблизительно 9 мл/сут, Муллин и Брукс — 18 мл/сут, а по данным Паффенхофера, она составляла 135—150 мл/сут. Хотя объем воды (вместимость сосуда), по-видимому, важен для выращивания копепод, у природных популяций подобная зависимость не прослеживается. Паффенхофер подчеркивает, что старшие копеподиты не могут питаться мелким фитопланктоном столь же эффективно

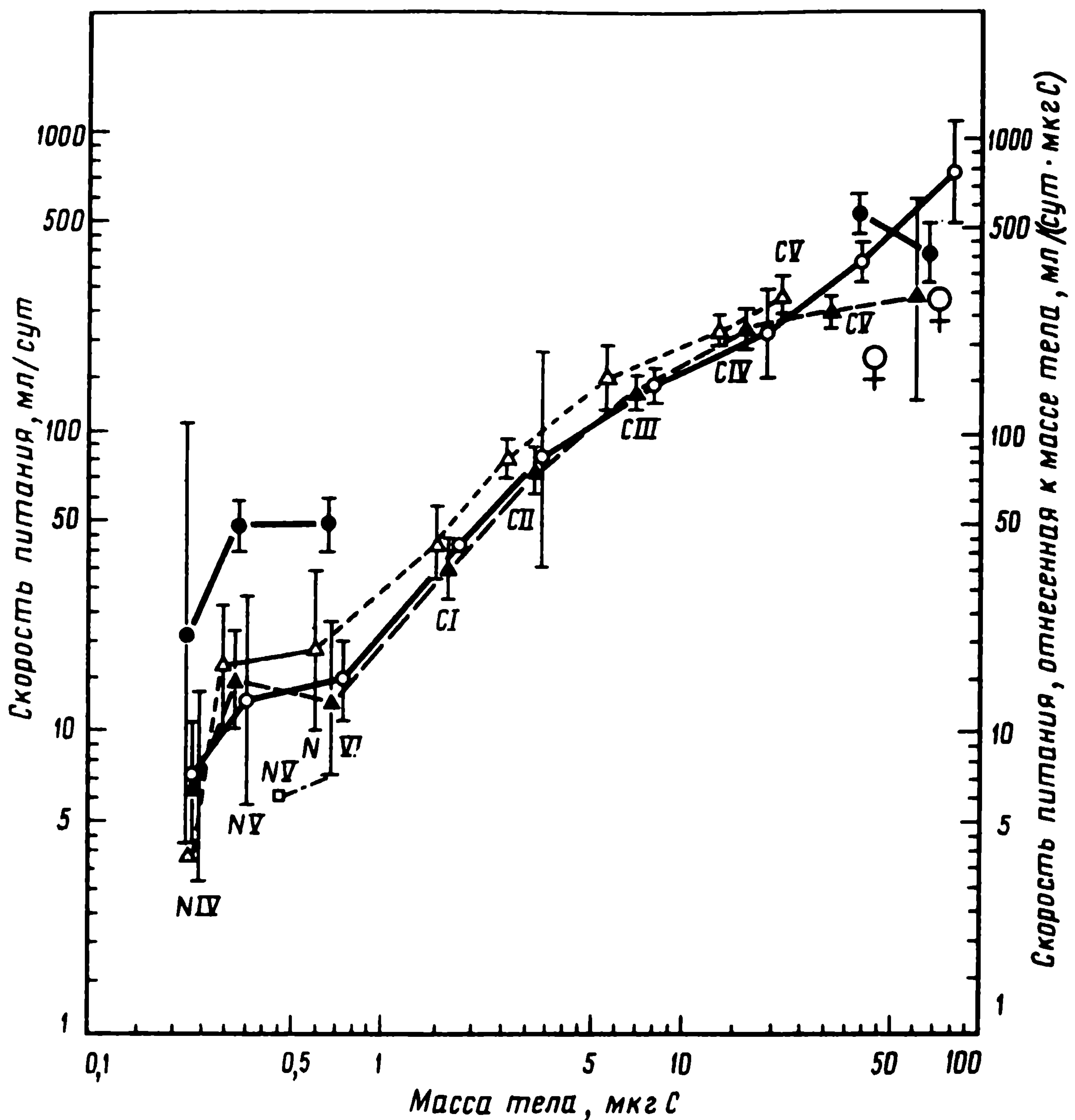


Рис. 6.22. Средняя скорость питания копепод (на особь) разных стадий при 15°С в зависимости от вида, размера и концентрации предложенных пищевых организмов. Вертикальные линии — 95%-ный доверительный интервал для каждой средней. Обозначения те же, что и на рис. 6.21 [1005]

и, если старшие копеподиты питались только мелкими диатомовыми, скорость их роста уменьшалась.

Адамс и Стил [3] проанализировали на борту судна скорости фильтрации Calanus при естественной численности фитопланктона. Хотя результаты заметно варьировали, для взрослых самок скорости осветления составляли обычно 15—40 мл/сут, что несколько ниже значений, полученных Муллином, и значительно ниже полученных Паффенхофером. Исходя из количества взвешенного вещества в Северном море, Адамс и Стил установили, что при низком сезонном содержании взвеси Calanus обычно не получает достаточно пищи для удовлетворения своих потребностей. В связи с этим зимой Calanus вынужден питаться микрозоопланктоном, приспосабливаясь к хищному способу питания. Однако во время «цветения» фитопланктона поглощается больше пищи, чем необходимо для поддержания существования животных; избыток может использоваться для образования яиц.

Таблица 6.11. Скорости питания копепод разных видов и стадий [473]

Вид	Число копепод в сосуде	Вместимость сосуда, мл	Продолжительность фильтрации, ч	Температура, °С	Средний объем воды, профильтрованной одной копеподой, мл
Pseudocalanus minutus	1	10	24	10	4,28
Temora longicornis	10	150	24	10	8,38
Centropages hamatus	10	150	24	10	12,99
Calanus finmarchicus, V стадия*	1	100	24	12,5	64,36
C. finmarchicus, V стадия*	1	100	18	17	71,03
C. finmarchicus, IV стадия	2	100	18	17	36,65
C. finmarchicus, III стадия	3	100	18	17	22,24

* Две серии опытов.

Данные о скоростях питания других представителей копепод, кроме Calanus spp., сравнительно немногочисленны. Голд [473] приводит более низкие скорости питания для мелких копепод и младших копеподитов рода Calanus (табл. 6.11) (см. также [466]). По данным Коновера [260], при 10°С скорости фильтрации для Acartia tonsa и A. clausi составляли 6—12 мл/сут. Он полагал, что, помимо зависимости между скоростью фильтрации и температурой, возможна некоторая сезонная акклимация. Информация о не относящихся к копеподам представителях зоопланктона фрагментарна.

Например, Ласкер и др. [1102] установили, что при питании жгутиковыми скорости фильтрации Euphausia pacifica были высокими (15—25 мл/ч), а при питании диатомовыми — низкими. Йоргенсен [667, 669] приводит очень высокие скорости фильтрации для Penilia [26,5 мл/сут•мг сухой массы)].

Харбайсон и Гилмер [543] проанализировали скорость питания трех видов сальп, в основном Pegea confederata. С увеличением длины тела (и содержания в нем углерода) скорости питания возрастали в логарифмическом масштабе, в одном случае скорость превысила даже 100 мл/мм, хотя для агрегированных и одиночных сальп Pegea графики зависимости скорости от длины тела имели разный наклон. Однако при расчете на содержание углерода наклон графиков был одинаковым. Скорость питания Pegea (размером 30—39 мм) составляла примерно 48 л/(ч • г сухой массы) или 804 л/(ч • г С). Скорость фильтрации, по-видимому, не зависела от концентрации частиц. В опытах в основном определялась скорость осветления культур Thalassiosira pseudonana, но испытывались и другие водоросли. Pegea плавает медленно, и это позволило авторам считать, что полученные в аквариуме скорости фильтрации могут быть близки к наблюдаемым в естественных условиях. Для быстро плавающих видов скорости, видимо, занижены. Харбайсон и Гилмер указывают, что высокие скорости питания сальп имеют особенно

большое значение потому, что эти животные из частиц разного размера отфильтровывают и используют в пищу мелкий нанопланктон, обычно не поедаемый копеподами. Гриффитс и Кейперон [516] описали метод определения скорости питания смешанного зоопланктона с использованием меченного ^{14}C фитопланктона с высокой удельной активностью. Опыты, продолжавшиеся максимум 2 ч, показали, что выедание линейно возрастает с увеличением концентрации фитопланктона до уровня, вчетверо превышающего естественную концентрацию. Расульзадеган и Этьенн [1096] показали, что после 24 ч голодания скорость питания тинтиннид Stenosemella ventricosa составляла $4 \cdot 10^5$ мкм^3 сырой массы пищи/(экз•сут), а спустя 20 ч голодания снижалась до $4{,}6 \cdot 10^4$ мкм^3.

Паффенхофер и Харрис [556, 557, 1008] культивировали в лабораторных условиях двух копепод Pseudocalanus и Temora и сравнивали результаты с ранее полученными на Calanus helgolandicus.

Паффенхофер [1007] проанализировал питание Calanus helgolandicus в непрерывной культуре. Объектами питания служили Lauderia, Gymnodinium, Gonyaulax и Prorocentrum в концентрации 40—100 мкг С/л, близкой к естественной у Калифорнии. Скорости поедания четырех видов пищи были в общем сходны, но в связи с неодинаковым отношением содержания углерода к объему клетки у разных видов водорослей количество поглощенного копеподами углерода значительно колебалось. Например, клеток Prorocentrum поглощалось значительно больше, чем Lauderia. Все использованные в качестве пищи виды охотно поедались и количество поглощенной пищи прямо зависело от концентрации клеток, что соответствовало предшествующим наблюдениям. Наибольшая смертность наблюдалась в период от вылупления до достижения первой копеподитной стадии. Для Lauderia заметное снижение концентрации пищи приводило к увеличению смертности. Как концентрация, так и тип пищи влияли на размер (массу) выращенных взрослых копепод. От количества пищи и ее видовой принадлежности зависела также смертность, но преимущественно на науплиальных стадиях.

При выращивании непрерывной культуры прибрежных копепод — каляноид Pseudocalanus elongatus и Temora longicornis — в качестве пищи использовали диатомовую водоросль Thalassiosira rotula [556, 557, 1008]. Выбранные для опытов концентрации водорослей были близки к наблюдавшимся вблизи берегов. У обоих видов смертность отмечена в основном на науплиальных стадиях, у Temora — особенно на последней науплиальной стадии. Смертность на копеподитных стадиях была сравнительно невысока; в среднем за весь период развития смертность составляла 30 % для Pseudocalanus и 37 % для Temora. Четкой зависимости смертности от концентрации пищи не прослежено.

У обоих видов копепод интенсивность поглощения с увеличением концентрации пищи возрастала. Например, у Pseudocalanus средний суточный рацион составлял 63% массы тела при концентрации пищи 25 мкг С/л и увеличивался до 148% при концентрации пищи 200 мкг С/л; для Temora суточные рационы составляли 80 и 146%

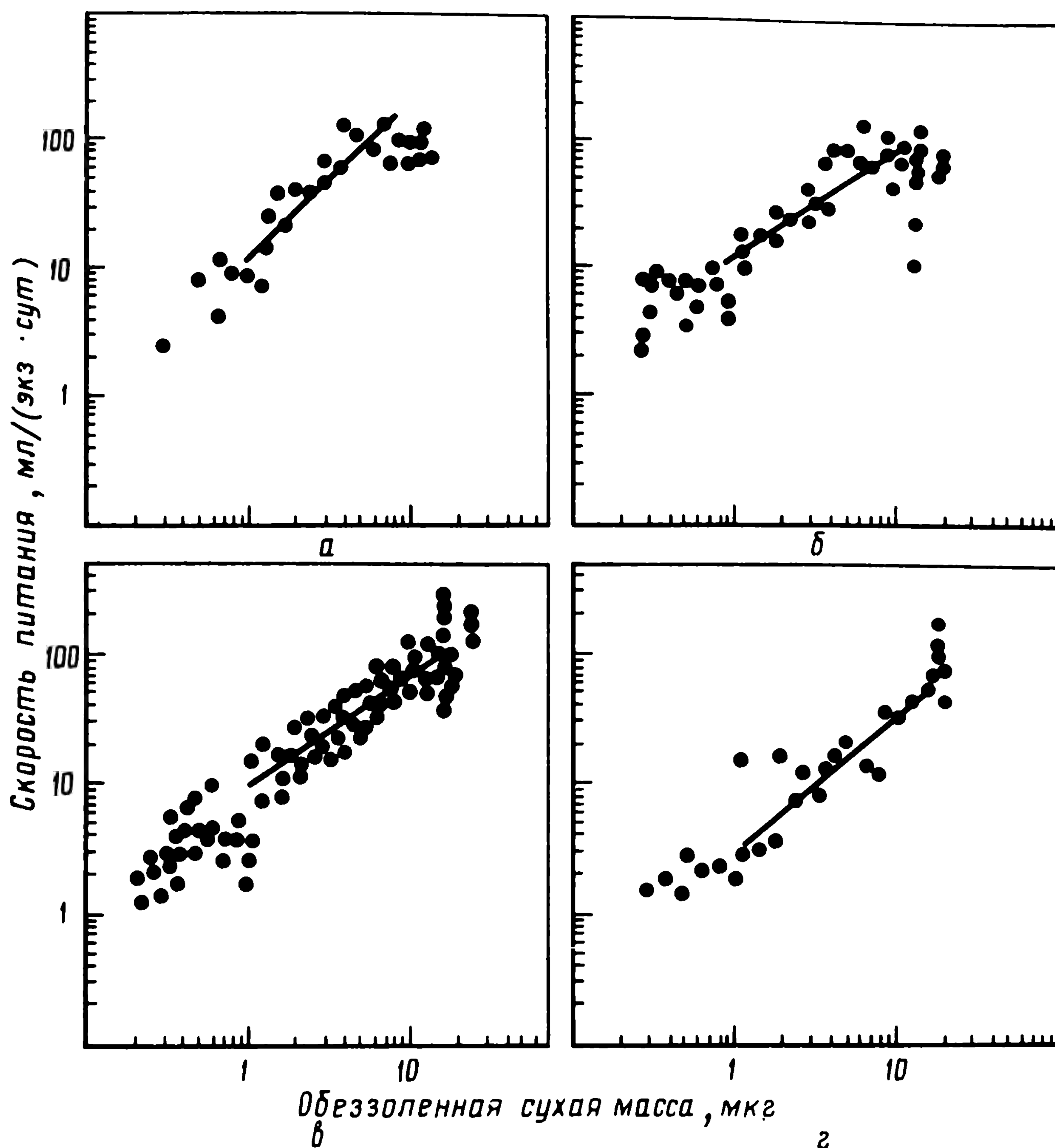


Рис. 6.23. Скорости питания Pseudocalanus elongatus при четырех средних значениях концентрации пищи:

а — 25 мкг С/л lg y = 1,2295 lg x + 1,0878, *r* = 0,9117; *б* — 50 мкг С/л lg y = 0,8827 lg x + +1,0846, *r* = 0,8765; *в* — 100 мкг С/л lg y = 0,8490 lg x + 0,9910, *r* = 0,9109; *г* — 200 мкг С/л lg y = 0,9831 lg x + 0,5212, *r* = 0,9090

Уравнения регрессии рассчитаны для периода роста от I до V копеподитной стадии [1008]

при концентрациях пищи соответственно 25 и 200 мкг С/л. Как и следовало ожидать, и скорость питания, и скорость поглощения линейно возросли с увеличением размера тела (массы) от I до VI копеподитной стадии (рис. 6.23 и 6.24). У Temora взрослые особи, выращенные при самой низкой концентрации пищи (25 мкг С/л), были мельче тех, которые росли при более высоких концентрациях пищи, и скорости питания также были обычно выше при более низких концентрациях пищи. Скорость питания уменьшалась перед линькой VI науплиальной стадии Temora в копеподитную стадию. Харрис и Паффенхофер приводят сходные наблюдения Петипа о снижении скоростей питания при приближении линьки у VI науплиальной стадии двух каляноид Acartia clausi и Calanus helgolandicus.

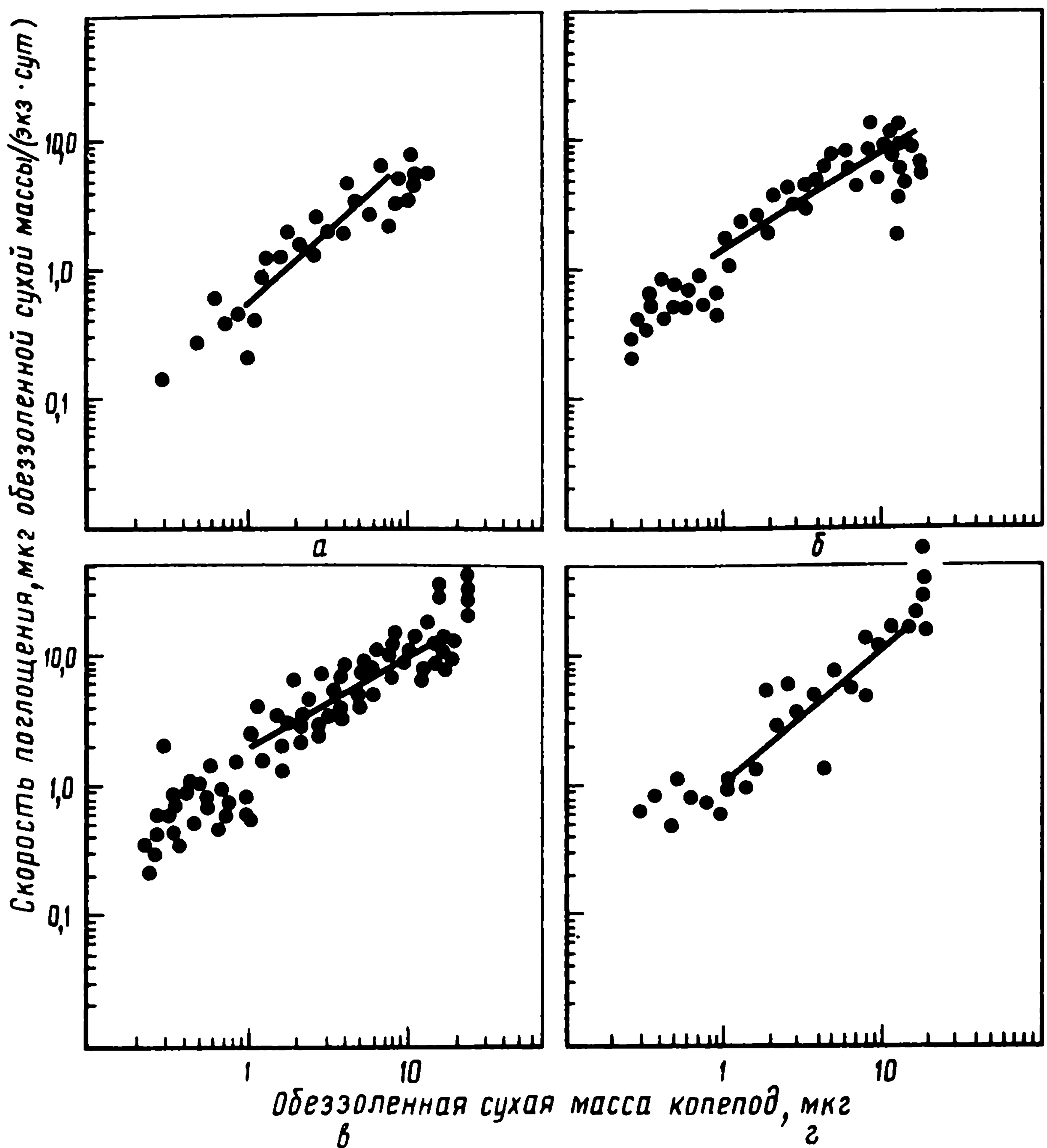


Рис. 6.24. Скорости поглощения у Pseudocalanus elongatus при четырех средних концентрациях пищи:

а — 25 мкг С/л $\lg y = 1{,}1319 \lg x - 0{,}2611$, $r = 0{,}8509$; *б* — 50 мкг С/л $\lg y = 0{,}7494 \lg x + 0{,}1514$, $r = 0{,}8818$; *в* — 100 мкг С/л $\lg y = 0{,}7038 \lg x + 0{,}3079$, $r = 0{,}8851$; *г* — 200 мкг С/л $\lg y = 0{,}9799 \lg x + 0{,}0488$, $r = 0{,}8439$

Уравнения регрессии рассчитаны для периода роста от I до V копеподитной стадии [1008]

Для Pseudocalanus явной корреляции между концентрацией пищи и размером (массой) взрослой самки не прослеживалось. Вместе с тем самцы Pseudocalanus были мельче и не имели жировых запасов, когда их выращивали при самой низкой концентрации пищи. Ни у одного вида каляноид не наблюдалось статистически достоверных различий в количестве поглощенной пищи на единицу массы тела между ранними науплиальными и копеподитными стадиями и взрослыми животными, хотя у старших копеподитных стадий количество поглощенной пищи на единицу массы тела явно уменьшалось. Эти результаты противоречат полученным ранее Паффенхофером и Муллином и Бруксом [945] для Calanus.

Осветленные при питании объемы воды, рассчитанные Паффенхофером и Харрисом, значительно выше, чем полученные другими исследователями. Например, скорость фильтрации взрослых самок Pseudocalanus была определена в 10—40 мл/(экз•сут); Паффенхофер и Харрис получили для IV и V копеподитных стадий скорости равные 50—80 мл/(экз•сут), а для взрослых самок 80— 150 мл/(экз•сут). Средние скорости фильтрации для самок Temora составляли 150—200 мл/(экз•сут). Такие высокие значения могут быть частично связаны с отсутствием скученности животных в опытах и относительно низкими концентрациями пищи; Паффенхофер также считает, что может иметь значение размер сосуда. Возможно, высокие скорости питания объясняются тем, что копеподы были выращены в лаборатории. Для трех видов копепод — каляноид Calanus helgolandicus, Pseudocalanus elongatus и Temora longicornis логорифмы скорости питания линейно увеличивались с увеличением логарифма массы тела. Скорости питания трех видов с одинаковой массой тела также одного порядка, например, при размере (массе) тела 2 мкг С осветленный объем составил 35—45 мл/(экз•сут), при размере (массе) тела 4 мкг С — 60—90 мл/(экз•сут). Общая зависимость такого типа может быть выведена для растительноядных каляноид умеренных широт.

Харрис и Паффенхофер приводят также для сравнения со своими результатами скорости поглощения, полученные ранее для Temora stylifera. Суточный рацион самки был равен 50—75% массы ее тела при концентрации пищи примерно 500 мкг С/л [468], при концентрации пищи около 30 мкг С/л суточный рацион составлял 19,4% массы тела [1048]. Обе скорости значительно ниже скоростей, полученных для Temora longicornis, однако здесь могли сказаться заметные различия в условиях эксперимента.

Скорости питания определялись в основном для растительноядного зоопланктона, но проводились исследования и с хищными видами. Скорости питания можно оценить в единицах осветленного объема, но важнее определить количество поглощенной пищи, особенно суточный рацион. Уравнение Ивлева в модификации Парсонса и его коллег (см. выше) для анализа суточных рационов было использовано Парсонсом и Лебрассером [1019] для исследования питания молоди лосося зоопланктоном. Они показали, что с увеличением концентрации жертв скорость поглощения возрастала до достижения максимального рациона. В качестве пищи использовали несколько видов копепод (Calanus plumchrus, Microcalanus, Pseudocalanus) и эвфаузииду Euphausia pacifica.

При данной биомассе жертв (20 г/м^3) разные объекты обеспечивали молоди горбуши (длиной 90 мм) различное количество пищи. Так, при поедании Calanus plumchrus оно составляло 30 мг сырой массы/ч, Euphausia pacifica — менее 20 мг/ч и Pseudocalanus — 0,3 мг/ч. Зная суточные потребности молоди лосося в пище (683 мг/сут), получаем, что необходимый суточный рацион легко достигается при питании Calanus (считая питание непрерывным); при питании Euphausia потребности едва-едва удовлетворяются; при пита-

нии Pseudocalanus пищи совершенно недостаточно, даже если его биомасса превышает 90 г/м^3 (свыше 670 экз/л).

Другое сравнение, в котором использовалась более мелкая молодь горбуши (34 мм), показало, что если Calanus удовлетворял суточные пищевые потребности молоди при биомассе 10 г/м^3 (4 экз/л), а более мелкий Microcalanus при биомассе всего 1,4 г/м^3 (23 экз/л), то число пойманных за 1 ч особей при питании калянусом было приблизительно в 3 раза больше. По-видимому, решающий фактор — относительное время и энергетические затраты, необходимые для эффективной поимки добычи двух разных размеров. Другой важный момент — специфическое влияние разных видов пищи на скорость роста хищника. Реальная проблема, возникающая при рассмотрении результатов подобных опытов, заключается, однако, в том, что биомасса жертв в них очень высока по сравнению с естественной, и в море хищникам приходится концентрироваться для питания на скоплениях зоопланктона.

Ласкер [732] проанализировал скорость питания Euphausia pacifica науплиями Artemia. Одна эвфаузиида могла поймать около 50 науплиев в день. E. pacifica могла «отфильтровать» это количество при концентрации 50 науплиев в 100 мл (т. е. 1 экз. Artemia в 2 мл) и при более низких концентрациях вплоть до 1 экз. Artemia в 20 мл наблюдалось незначительное снижение скорости поимки, но при дальнейшем уменьшении численности добычи скорость ее поимки уменьшалась. Более вероятно, что эвфаузииды обнаруживали и затем захватывали добычу, а не отфильтровывали пищу. Ласкер рассчитал, что для удовлетворения суммарных потребностей (рост, дыхание и т. д.) молодая эвфаузиида массой около 0,24 мг должна съесть 12 науплиев Artemia в день, а массой 9 г — около 340 науплиев. По данным Ласкера, вблизи берега Euphausia pacifica в основном питается на цветении фитопланктона, а в открытых водах она в основном хищничает.

Объем, который должен быть осветлен для удовлетворения своих потребностей при питании растительной пищей, считая, что используется весь взвешенный углерод (в водах Тихого океана это соответствует 0,16 мг С/л), составляет для животных массой 0,24 мг 43 мл/сут, а массой 9 мг — 1170 мл/сут.

Анраку и Омори [35] кормили нескольких представителей каляноид науплиями Artemia. У хищной копеподы Tortanus discaudatus количество съеденной пищи несколько возрастало с увеличением численности жертв. Tortanus могли съесть больше 30 науплиев в день. Икеда [630] установил, что T. gracilis поедает 20—30 науплиев Artemia в день, но при высоких концентрациях пищи они умерщвляют избыточное число жертв. Eucalanus subcrassus поедают более 140 науплиев в день. Самки Tortanus discaudatus предпочитают Acartia на всех стадиях. Муллин обнаружил, что если в дополнение к науплиям Tortanus предлагались взрослые особи, копеподиты и науплии Acartia, выбиралась более крупная добыча. Он указывает, что Tortanus — ярко выраженный хищник, добыча которого за 5 ч превышает 30% собственной массы, и подчеркивает важную роль

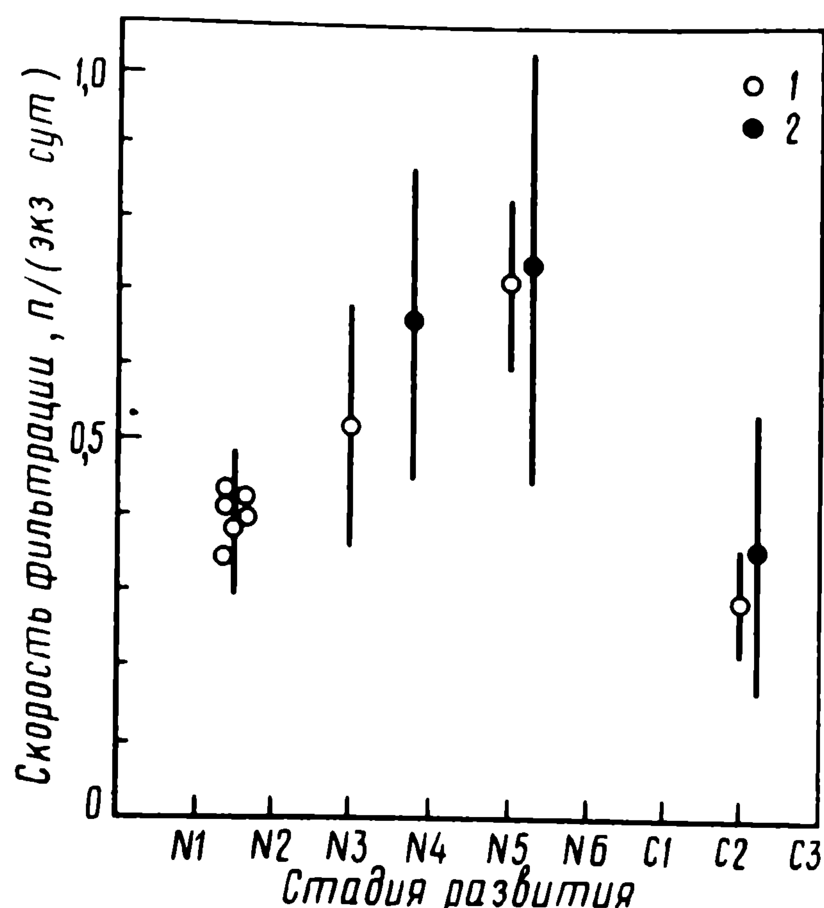


Рис. 6.25. Скорости фильтрации Labidocera, питающейся Acartia tonsa (*1*) и Acartia clausi (*2*) на разных стадиях развития.

Вертикальные линии — 95%-ный доверительный интервал для средних из восьми опытов. Точки без доверительных интервалов означают средние (из восьми опытов) скорости фильтрации при питании I науплиальной стадией, А. tonsa в стандартных опытах со смесями видов добычи в разном соотношении [731]

размера, биомассы потенциальной добычи и ее способности избегать поимки. Ландри [731] изучал питание Labidocera trispinosa науплиями пяти видов каляноид (Acartia clausi, Acartia tonsa, Paracalanus parvus, Calanus pacificus и самой Labidocera trispinosa). Скорости осветления составляли примерно 0,5—1,0 л/(экз•сут). Для всех видов добычи, кроме Labidocera, скорости осветления возрастали с увеличением размеров науплиев до самой старшей (наиболее крупной) стадии (рис. 6.25), но уменьшались, когда предлагались копеподиты. При питании Labidocera скорость питания увеличивалась до I копеподитной стадии. Скорости осветления для науплиев Calanus были выше, чем для Acartia или Paracalanus, следовательно, избирательность по размерам играет важную роль, но, поскольку скорость питания копеподитами снижалась, считается, что копеподиты в общем достаточно активны, чтобы избегать поимки, хотя и легко обнаруживаются. Более крупных науплиев легче обнаружить, чем мелкую добычу. Пищевое поведение связано, по-видимому, только со способностями к распознаванию и захвату добычи; адаптации к численности добычи или предпочтения какой-либо добычи не обнаружено. Таким образом, Labidocera как хищник должна представлять большую опасность для видов с более крупными науплиями (например, Calanus), чем с мелкими (например, Acartia).

Выше уже приводились некоторые данные о количестве пищи, поедаемом всеядной каляноидой Aetideus. Альварес и Меттьюс [19] наблюдали, как Chiridius armatus питался Artemia. Скорость поглощения увеличивалась с возрастанием концентрации жертв, однако при высоких концентрациях жертв скорость снижалась. Максимальное потребление составляло 200 Artemia на 1 мг массы Chiridius в сутки. Альварес и Меттьюс приводят сравнимую скорость питания Lucifer chacei в лаборатории, но считают, что она приблизительно в 4 раза больше той, которую установил Ласкер для роста и существования Euphausia pacifica.

Рив [1126] содержал Sagitta hispida на науплиях Artemia и показал, что температура заметно влияет на скорость питания. Максимальная скорость наблюдалась при 25°С, питание прекращалось при 11 и более 30°С. Максимальное число съеденных за день науплиев Artemia составляло примерно 70. При максимальном потреблении количество пищи достигало приблизительно 70% массы тела в сутки; измерения потребления кислорода показали, что для удовлетворения энергетических потребностей сагитте требуется количество пищи, равное примерно 24—59% массы тела в сутки в зависимости от того, что окислялось — жиры или углеводы. Рив [1127] изучал также рост Sagitta hispida при различных количествах пищи. Когда животным предлагали науплиев Artemia, численность которых менялась от 0 до 100 при рационе 20 науплиев в день, рост почти линейно зависел от рациона, а при более высоких значениях рациона влияние его на рост было незначительным. Однако доля сагитт с зрелыми яйцами возрастала при увеличении рациона до 100 науплиев в день.

Рив и Вальтер [1134], рассматривая скорости питания гребневиков, отмечают очень широкий диапазон концентраций добычи, в пределах которого скорость поглощения пропорциональна количеству пищи. Для гребневика Mnemiopsis leidyi этот диапазон, по данным Бишопа, составил 105—3600 копепод на литр, по данным Миллера,— 4—44 экз/л и, по данным Кремера, — 1—100 экз/л. Для Mnemiopsis mccradyi Рив с сотрудниками показал, что скорость поглощения пропорциональна концентрации добычи во всем диапазоне ее значений — 1—3000 экз/л. Этот результат, однако, относится к двум размерным классам взрослых гребневиков. У личиночных стадий тентакулятных видов и у тентакулятного гребневика Pleurobrachia bachei скорость питания приблизительно постоянна и не зависит от концентрации пищи при численности свыше 200 копепод в 1 л или, согласно опытам Роува, при численности свыше 400 науплиев в 1 л. Для взрослых лобатных гребневиков критической концентрации пищи, выше которой скорость поглощения постоянна, по-видимому, не существует. Рив приводит описание образования частично переваренных масс, окруженных слизью. При очень высокой численности добычи Рив обнаружил в кишечниках Mnemiopsis частично переваренные комки, окруженные слизью, которые затем выбрасываются наружу. Однако опыты по питанию голодавших Mnemiopsis показали, что вначале скорости питания выше, чем у сытых гребневиков, так что питание не является чисто автоматическим процессом. Активность питания может быть выражена в единицах осветленного объема, хотя эти объемы меняются и могут быть очень велики, например 1—74 л/(экз•сут) для Mnemiopsis mccradyi длиной 5—70 мм при 26°С и приблизительно половина этой величины для M. leidyi при 20—25°С. У обоих видов гребневиков удельная (по массе) скорость фильтрации уменьшалась с увеличением размера тела, как и у некоторых других представителей зоопланктона.

Наблюдения Корнера и др. [285] за Calanus helgolandicus, который питался науплиями Elminius, показали быстрое возрастание суточного рациона по мере увеличения численности добычи до макси-

мального рациона, составлявшего примерно 80 науплиев в день при концентрации пищи около 225 экз/л, что приблизительно равно максимальной численности общего микропланктона вблизи Плимута. Дальнейшее увеличение концентрации науплиев до 1300 экз/л не оказывало заметного влияния на рацион.

Для изучения скоростей питания хищных животных использовались личинки рыб. Степьен [1298] выращивал личинок кагалоны Archosargus rhomboidalis в лаборатории. Личинок рыбы кормили природным зоопланктоном. По мере роста личинок наблюдалась явная избирательность по размерам и, как следовало ожидать, с возрастом скорость питания увеличивалась, причем по экспоненциальному закону. При температурах между 23 и 29°С прослеживалась незначительная положительная корреляция между температурой и скоростью питания. Суточный рацион, рассчитанный в процентах массы тела, уменьшался с возрастом в течение 10 дней личиночного развития, однако средний за весь 10-дневный период суточный рацион также значительно зависел от температуры, возрастая приблизительно от 66% массы тела при самой низкой температуре до 151% при 29°С.

Степьен привлек внимание к аналогичным работам Розенталя и Хемпеля [1173] и Хоуэлла [620] по питанию личинок сельди и камбалы, подчеркнув, что у всех трех видов потребление пищи увеличивалось с возрастом. Согласно данным Хоуэлла, скорость питания

Таблица 6.12. Данные о концентрациях некоторых потенциальных пищевых организмов для личинок рыб из прибрежных и эстуарных районов [619]

Источник	Место обитания	Организмы	Концентрация, экз/л
Burdick, 1969, цит. по May, 1974	Залив Канеохо, Гавайи	Науплии копепод	Обычно 50—100, иногда 200
Дука, 1969	Азовское море	Науплии Acartia clausi	62—65
		Науплии и копеподиты других копепод	Свыше 30
		Всего	Свыше 90
Михман, 1969	Таганрогский залив, Азовское море	Ранние стадии копепод	39—546
Hargrave and Green, 1970	Два эстуария на востоке Канады	Науплии и копеподиты копепод	Свыше 60
Reeve and Cosper, 1973	Пролив Кард-Саунд, Южная Флорида	Стадии копепод шириной 20—200 мкм	23—209, среднее из 28 проб — 72
		Тинтинниды	40—369
Heinle and Flemer, 1975	Эстуарий реки Патаксент	Науплии и копеподиты Eurytemora affinis	Часто свыше 100 Иногда свыше 2000
Хоуд (неопубликованные данные)	Залив Бискейн, Южная Флорида	Науплии и копеподиты меньше 100 мкм в ширину	Обычно 50—100
		Тинтинниды	Часто свыше 100

увеличивалась экспоненциально, как и у кагалоны. Личинки Archosargus, по-видимому, питались со значительно более высокой скоростью, чем личинки сельди или камбалы, однако данные невозможно точно сравнить, поскольку в пищу предлагались разные организмы, а длина личинок рыб не измерялась.

Хоуд [619] кормил личинок рыб трех видов, встречающихся у Майами (Anchoa mitchilli, Achirus lineatus и Archosargus rhomboidalis), природным зоопланктоном, в основном копеподами в различной концентрации. Некоторые личинки всех трех видов выживали при минимальной концентрации пищи (10—50 экз/л). Количество пищи пополняли несколько раз в день для поддержания средней концентрации. Приблизительно 10% личинок доживало до метаморфоза при следующих концентрациях пищи: Anchoa — 107 экз/л, Achirus — 130 экз/л, Archosargus — 34 экз/л. Однако повышенные концентрации пищи заметно влияли на выживание и рост. Например, 50%-ное выживание Anchoa достигалось при численности добычи около 1850 экз/л, а Archosargus — при 216 экз/л. По мнению Хоуда, в некоторых лабораторных опытах пищевые потребности личинок рыб завышены. Он считает, что количества микрозоопланктона, особенно во многих прибрежных районах, по-видимому, достаточно для успешного роста личинок многих рыб (табл. 6.12). Влияние выедания могло недооцениваться.

ДЫХАНИЕ

Переход от первичной к вторичной продукции в пределах планктонной экосистемы связан не только с поглощением соответствующего количества подходящего пищевого материала, но также и с его перевариванием и усвоением. Эти аспекты рассмотрены ниже. При анализе количества поглощенной и усвоенной пищи уже упоминались суточные энергетические потребности или суточный рацион.

Количество вещества, поглощенного зоопланктонным животным и израсходованного на различные нужды, можно записать следующим уравнением:

$$I = F + G + E(+R) + M,$$

где I — количество поглощенного вещества; F — количество вещества, потерянного с фекалиями; G — количество вещества, использованного на рост; E — экскретированное вещество; R — количество вещества, использованного для образования яиц зрелыми животными; M — количество вещества, израсходованного на окислительный обмен.

Рост животных рассмотрен ниже, но одним из факторов, влияющих на количество поглощенной пищи (суточный рацион), является расход на окислительный метаболизм, снабжающий животное энергией. Справедливо также то, что дыхательные (метаболические) траты у большинства представителей зоопланктона составляют обычно значительную часть суммарных расходов. В связи с этим дыхание зоопланктона привлекло к себе внимание ученых, хотя до недавнего

времени исследования были сосредоточены на очень немногих видах, преимущественно копеподах. Одно из наиболее ранних исследований было проведено Пюттером и касалось в основном различных мелких копепод. Полученные им величины были явно завышены [720], но они привлекли внимание к важности проблемы, и в 1930-е годы было проведено несколько важных исследований дыхания, в основном на Calanus finmarchicus (sensu lato) [244, 843].

Методы и их применимость

Серьезную трудность в любой экспериментальной работе с морским зоопланктоном представляют поимка и отбор животных в здоровом состоянии. Важное преимущество имеет недавно разработанная методика содержания животных в культуре (копеподы, сагитты, аппендикулярии, гребневики), однако важно сравнивать поведение животных в природе с поведением животных из культуры. Даже в случае с животными из культуры поимка и помещение животных в экспериментальный сосуд для изучения дыхания могут привести к нарушению нормальной реакции. Более того, большинство представителей зоопланктона мелкие и для получения измеримых данных практически необходима определенная их скученность. Для уменьшения ошибки, связанной с ростом бактерий, особенно в продолжительных опытах, применяются антибиотики.

В связи с относительно высоким содержанием в морской воде бикарбонат-иона и значительной ее забуференностью измерения содержания диоксида углерода как показателя интенсивности дыхания почти не проводились [1106, 1319]. Обычно прослеживают изменения концентрации растворенного кислорода, измеряя поглощение кислорода и учитывая дыхательный коэффициент (ДК), или определяют отношение кислорода к азоту, по которому судят о дыхательном субстрате. Для измерения концентрации кислорода обычно применяют метод Винклера. Брайан и др. [197] разработали очень чувствительную и точную микровинклеровскую модификацию, позволяющую изучать отдельных зоопланктонных животных (например, мелких копепод). Концентрацию кислорода можно также определять с помощью манометра. В частности, применяется манометр постоянного давления Диксона-Холдейна и метод Варбурга. Цойтен [1459] использовал метод картезианских поплавков, позволивший изучать единственное животное, однако объем воды, в котором оно дышит, очень мал. С определенным успехом были использованы кислородные электроды, с помощью которых Икеда [631] измерил скорости дыхания личинок тропических копепод и инфузории. Они составили 9—2,8 мкл O_2/мг сырой массы в час для копепод и 4,6—2,0 мкл O_2/мг для инфузорий. Икеда полагает, что относительная скорость дыхания микрозоопланктона сравнима с таковой сетного зоопланктона и должна учитываться как важный фактор при изучении энергетического потока в тропических морях. Другой подход заключается в оценке активности системы переноса электронов и обычно связан с измерением интенсивности окрашивания производных солей тетразолия [719, 881, 1112]. Коркетт

и Макларен [275] приводят также интересную методику, разработанную Мухаммадом, который обнаружил сильную корреляцию между потреблением кислорода и активностью сукцинатдегидрогеназы у смешанного зоопланктона, в состав которого входил Pseudocalanus.

Существует проблема применимости экспериментальных лабораторных данных о скоростях дыхания к природным популяциям. В качестве примера можно привести наблюдавшееся многими исследователями [121, 626, 843, 1097] увеличение скорости дыхания в начале опыта, после чего она снижалась со временем приблизительно до постоянного уровня. Икеда [626, 628, 629] наблюдал некоторые колебания скорости дыхания даже через несколько дней, хотя промежуток времени между поимкой и началом опыта почти не оказывал влияния на тропический микрозоопланктон [631]. Высокая начальная скорость считается обычно артефактом, связанным с перевозбуждением животного вследствие манипуляций. На этом основании многие исследователи измеряют скорость дыхания через 24 ч после поимки, хотя обычные лабораторные условия возможно угнетают дыхание. В любом случае не ясно, что в действительности представляет собой «постоянный» уровень, принимаемый обычно за скорость дыхания. Она может быть близка к скорости основного обмена, но, очевидно, не строго с ней сравнима, поскольку животные передвигаются в экспериментальном сосуде или по крайней мере активно двигают какими-то придатками (например, плеоподами, жабрами и т. д.). В нескольких исследованиях скорость дыхания измеряли у анестезированных животных (например, Metridia).

Перевозбуждение наблюдается не всегда, но некоторым животным, по-видимому, требуется несколько дней, чтобы установились нормальная активность и дыхание [263, 841]. Другая сложность получения данных по дыханию связана с увеличением скорости дыхания при возрастании двигательной активности. Это особенно относится к вертикальным миграциям зоопланктона. Например, Петипа [1045] связала необычное увеличение трат на дыхание с вертикальной миграцией, которая, в свою очередь [1047], требовала очень значительного увеличения рационов. Влимен [1399] активно возражал против оценок избыточных энергетических трат на вертикальные миграции; он считал, что выход энергии может не более чем удваиваться. Позднее были исследованы энергетические траты на движение (см. гл. 5). Когда в опыте используется несколько животных, их естественное возбуждение, которое выражается в движении, может оказывать значительное влияние на уровень дыхания. Хотя излишняя скученность может быть вредной и выделяющиеся в это время продукты обмена могут неблагоприятно повлиять на зоопланктон даже в условиях меньшей скученности, такой эффект, как указывает Маршалл [841], далеко не очевиден. По мнению Разуль [1119], при определенной довольно низкой плотности животных скорость дыхания максимальна, а с увеличением плотности скученность оказывает все более отрицательное действие. При численности ниже этой животные не стимулируют друг друга. Степень скученности животных и продолжительность опыта, очевидно, связаны между собой [275].

Факторы, влияющие на скорость дыхания

Температура. Влияние температуры на дыхание животных исследовано весьма подробно. Ранние опыты Маршалл и др. [843] показали, что V копеподитная стадия Calanus finmarchicus потребляет 0,4—0,5 мкл O_2/(экз•ч) при 15°C. При увеличении температуры от 0 до 10°C скорость дыхания приблизительно удваивается. Это напоминает зависимость, описываемую коэффициентом Q_{10}, которая была применена к нескольким физиологическим процессам, но в диапазоне температур 10—20°C потребление кислорода увеличивается более резко (рис. 6.26). Самцы и самки Calanus потребляли несколько больше кислорода, чем V копеподитная стадия, при любой температуре (что может объясняться различиями в размерах тела). Кроме того, коэффициент Q_{10} до некоторой степени варьировал для разных температурных диапазонов и возрастных стадий. Кларк и Бонне [244] использовали в основном манометрический метод, но получили сходное увеличение скорости дыхания у V копеподитной стадии Calanus с ростом температуры, хотя измеренная скорость [например, при 15—17°C 0,5—1,0 мкл O_2/(экз•ч)] несколько выше полученной Маршалл и др. Вряд ли разница в методах оказала влияние на результат, поскольку Раймонт и Голд [1103] получили скорости, очень близкие к тем, что наблюдали Маршалл и др., манометрическим методом Диксона — Холдейна. Возможно, имеет значение принадлежность особей к разным популяциям (см. ниже).

Аналогичные данные о влиянии температуры на дыхание были получены для нескольких других видов копепод. Голд и Раймонт [476] обнаружили зависимость между дыханием и температурой у нескольких мелких копепод (Temora longicornis, Acartia clausi, Centropages hamatus), а Коновер [260] — у Acartia tonsa и Acartia clausi. В относительно глубоких водах, где обитает Calanus hyperboreus, температура почти не меняется; Коновер [263] проанализировал влияние температуры на потребление кислорода для узких пределов изменений температуры: 2, 5 и 8°C. У копеподитов V стадии, содержавшихся до опыта при температуре 3—4°C в течение трех недель, с ростом температуры дыхание усиливалось, причем Q_{10} был равен 1,76. Когда животных выдерживали в течение двух недель при той же температуре, при которой впоследствии анализировали их дыхание (2, 5 и 8°C), эти «кондиционированные» копеподы регулировали скорость дыхания и Q_{10} составлял всего 1,14 (рис. 6.27).

Муллин и Брукс [945] показали, что коэффициент Q_{10} существенно различался для двух копепод — Rhincalanus nasutus и Calanus pacificus, которых выращивали в лаборатории при температурах 10 и 15°C. Опыты проводились при той же температуре, при которой копеподы содержались; изучались три копеподитные стадии (IV, V и VI самки). Для Calanus среднее значение Q_{10} составляло 3,1, для Rhincalanus — 8,3. Очевидно, Rhincalanus хуже регулирует скорость дыхания при изменениях температуры, чем некоторые виды зоопланктона умеренных широт. Исследовались также пойманные в море особи Calanus pacificus, предварительно содержавшиеся ночь в лаборатории. Значи-

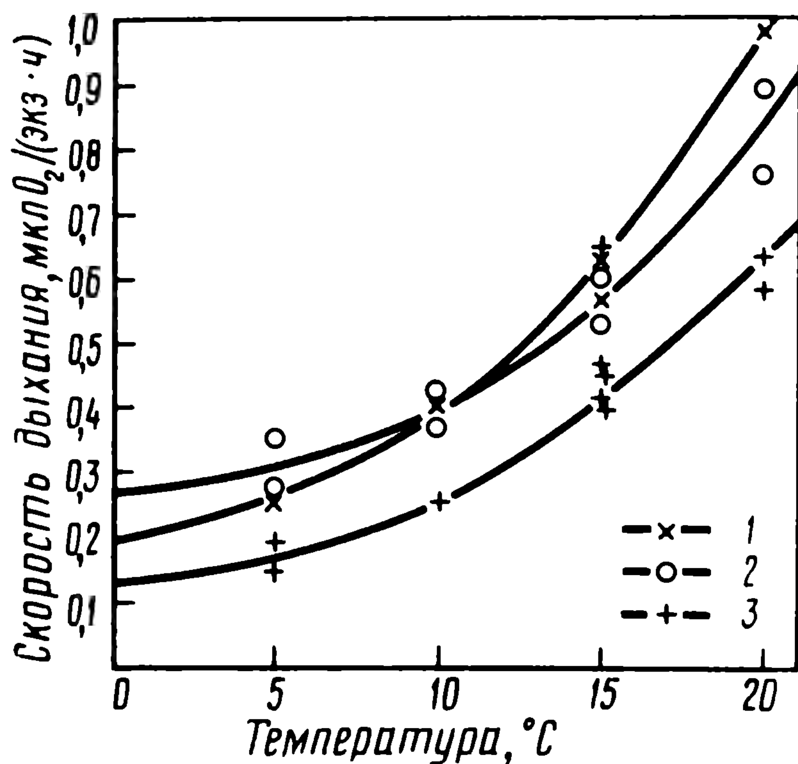


Рис. 6.26. Дыхание Calanus [845]: *1* — самцы; *2* — самки; *3* — V стадия

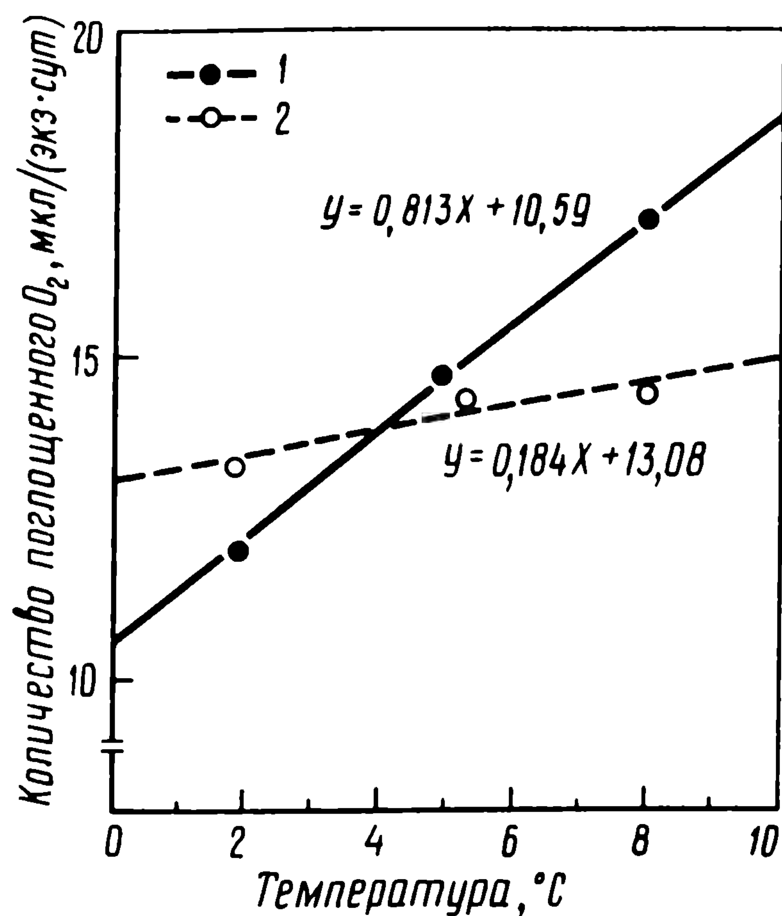


Рис. 6.27. Дыхание Calanus hyperboreus (V стадия) из залива Мэн, измеренное при 2, 5 и 8°С. «Некондиционированных» животных (*1*) в течение 3 нед до опыта содержали при 3—4°С; кондиционированных (*2*) — при 2, 5 и 8°С [263]

мых различий в их скорости дыхания по сравнению с копеподами, выращенными в лаборатории, не обнаружено при любой температуре. Ожидаемое увеличение потребления кислорода с повышением температуры до оптимальной, выше которой потребление кислорода резко снижалось, наблюдал Анраку [34] у копеподы Pseudocalanus minutus. Температура, превышающая 20°С, оказывала, по-видимому, неблагоприятное воздействие. Зависимость дыхания от температуры у этой копеподы проявлялась по-разному в разное время года, причем у животных, пойманных в холодные месяцы, потребление кислорода при низких температурах было относительно высоким, а у пойманных летом в опыте при той же низкой температуре скорость дыхания была невелика (рис. 6.28). По данным Анраку, величина Q_{10} колебалась от 1,3 в феврале до 3,7 в августе.

Скорости дыхания холодноводных и тепловодных видов копепод в разных диапазонах температуры различаются. Так, у тепловодной Labidocera aestiva скорость потребления кислорода при самой высокой опытной температуре (22,5°С) была максимальной, а при 2°С — очень низкой и многие копеподы погибали. Acartia tonsa также потребляла мало кислорода при температуре от 2 до 8°С, однако скорость ее дыхания заметно увеличивалась при 15 и 22,5°. У пойманных зимой животных скорость дыхания при низких температурах была выше, чем у пойманных летом, и не столь заметно увеличивалась с ростом температуры. Скорость дыхания Acartia clausi, наоборот, уменьшалась при повышении температуры от 15 до 22,5°С.

Шампальбер и Годи [221] проанализировали дыхание нескольких видов копепод у берегов северо-западной Африки (южное Марокко и Канарские острова) при температурах от 10 до 24°С. У взрослых

особей Anomalocera patersoni и Pontellopsis villosa потребление кислорода с ростом температуры до 18°С заметно увеличивалось. При более высоких температурах потребление кислорода снижалось, особенно у Anomalocera, хотя у более молодых стадий (IV и V копеподитные стадии) снижение было не столь очевидным. Для Anomalocera Q_{10} составлял 2,07 в диапазоне температур 10—14,5°С и 5,61 при 14,5—18°С. Этот вид у берегов северо-западной Африки встречается в холодные месяцы года. Для более эвритермного в этом районе вида Pontellopsis villosa Q_{10} был значительно ниже. У некоторых других гипонейстонных видов оптимальные для дыхания температуры довольно высоки.

Из эпипланктонных видов Centropages typicus и Temora stylifera имели, по-видимому, максимальную скорость дыхания между 21 и 24°С, хотя у Centropages скорость потребления кислорода возрастала незначительно при температурах от 10 до 18°С. Для Centropages typicus Южное Марокко близко к южной границе распространения. Резкое увеличение скорости обмена при повышенных температурах может быть следствием такого типа географического распространения. У Calanus helgolandicus потребление кислорода почти не менялось с изменением температуры от 10 до 14°С, но при 18°С и температурах выше 20°С скорость дыхания резко увеличивалась. При более высоких температурах наблюдалось значительное рассеяние значений. Разница в зависимости дыхания от температуры между этим более южным видом и Calanus finmarchicus очевидна. Меньше опытов проведено на мезопелагических и батипелагических видах. Например, у Pleuromamma xiphias заметно довольно равномерное увеличение скорости дыхания с ростом температуры от 10 до 24°С. У Undeuchaeta plumosa скорость обмена также увеличивается с ростом температуры. У этих глубоководных копепод почти нет адаптации к температурным условиям в глубоких слоях. Возможно, это связано с заметными суточными вертикальными миграциями, которые совершают такие виды, как Pleuromamma xiphias.

Шампельбер и Годи [221], обобщая свои данные о зависимости дыхания от температуры у копепод из теплых районов, подчеркнули, что у разных видов выработались различные способы адаптации к

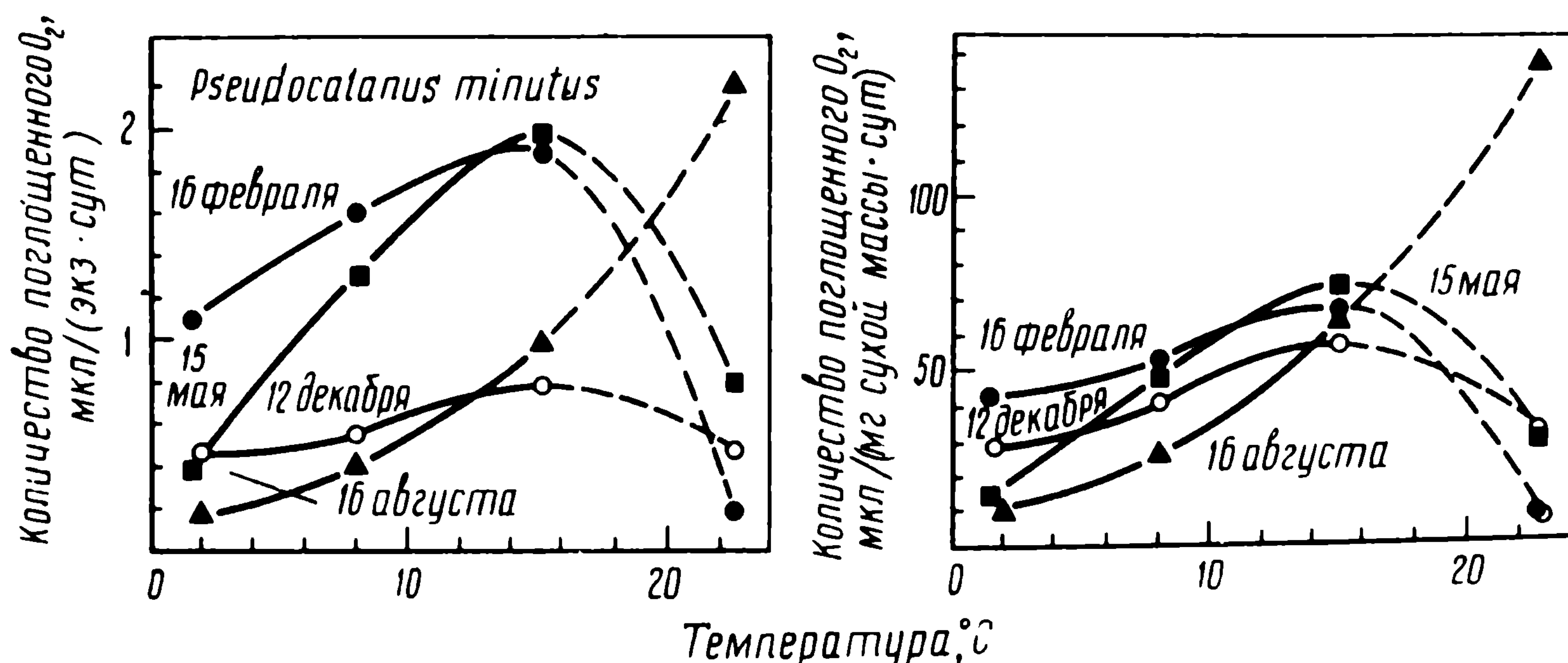


Рис. 6.28. Зависимость скорости дыхания Pseudocalanus minitus от температуры [33]

температурным условиям. Они считают, что у видов с широтным характером распространения часто заметна некоторая адаптация, но обычно скорости дыхания у копепод, встречающихся у Южного Марокко и Канарских островов, несколько ниже, чем у тех же видов, обитающих в более северных умеренных районах. Шампальбер [220] сравнивала скорости дыхания у особей Anomalocera patersoni из умеренного и субтропического районов. Оптимальная температура для тепловодных животных составляла около 18—19°С, а для животных из более холодных районов — 14—15°С. Шампальбер считает, что существует некоторая адаптация скорости обмена в соответствии с температурой окружающей среды.

Ниваль и др. [984] проводили опыты на четырех видах каляноид в зоне апвеллинга у Марокко. В большинстве опытов температуры до 20—23°С вызывали увеличение скорости дыхания у Acartia clausi и Centropages typicus, которые в районе исследования считаются тепловодными. У Temora stylifera и Calanus helgolandicus с повышением температуры от 13 до 20°С потребление кислорода увеличивалось, однако при температуре выше 20°С оно заметно снижалось.

Влияние температуры на потребление кислорода было показано для некоторых представителей зоопланктона, не относящихся к копеподам. По данным Джоуда [640], у двух видов мизид — Archaeomysis grebnitzkii и Neomysis awatschensis — при изменении температуры от 5 до 15°С интенсивность потребления кислорода возрастала (табл. 6.13). Для Neomysis оптимальная для дыхания температура не превышает 15°С. У пелагического десятиногого рака Pleuroncodes planipes потребление кислорода является функцией температуры [1084]. Величина Q_{10} в диапазоне температур 10—25°С составляла 1,9—2,5, причем более высокие значения были характерны для нижнего предела температуры. Полученные для десятиногого рака скорости дыхания были сопоставимы со скоростями дыхания других эпипланктонных ракообразных.

Зависимость потребления кислорода от температуры была установлена также для нескольких видов эвфаузиид. Ласкер [732] показал для Euphausia pacifica, что при изменении температуры от 5 до 12°С коэффициент Q_{10} был равен приблизительно 2. Миграции в более теплые верхние слои увеличивали интенсивность обмена. По данным Тила и Кэри [1318], у нескольких видов эвфаузиид (табл. 6.14) Q_{10} изменялся от 2 до 3,5. Для E. pacifica при изменении температуры от 5 до 10°С $Q_{10} = 2{,}21$ [1012], но в диапазоне 10—15°С он возрастал до 2,55. Как и у других представителей зоопланктона, Q_{10} у эвфаузиид, по-видимому, зависит от вида и диапазона температуры. Однако Тил и

Таблица 6.13. Зависимость потребления кислорода от температуры [640]

Температура, °С	Потребление кислорода, мкл O_2/(мг · сут)	
	Archaeomysis	Neomysis
5	21,25	27,43
10	32,71	45,37
15	59,34	38,70

Таблица 6.14. Потребление кислорода эвфаузиидами [874]

Вид	Изменения температуры, °C	Потребление кислорода, мкл O_2/(мг сырой массы ч)	Источник
Thysanopoda monacantha	10	0,18	[1318]
	20	0,40	[1318]
	25	0,70	[1318]
T. tricuspidata	10	0,15	[1318]
	15	0,29	[1318]
	20	0,52	[1318]
T. obtusifrons	10	0,42	[1318]
	15	0,65	[1318]
	20	0,97	[1318]
Meganyctiphanes norvegica	8—10	0,08—0,31	Мохлин (неопубликованные данные)
	5	0,07	[1318]
	10	0,19	[1318]
	15	0,43	[1318]
Euphausia americana	25	0,90	[1318]
E. recurva	15	0,40	[1318]
E. superba	0—15	0,04—0,24	[812]
E. pacifica	10	0,17—0,30	[732]
	10	0,20—0,30	[1271]
E. hemigibba	10	0,21	[1318]
	20	0,55	[1318]
	25	1,00	[1318]
Thysanoessa raschii	8—10	0,12—0,47	Мохлин (неопубликованные данные)
Nematoscelis megalops	4—10	0,11—0,14	[1102]
Неопределенные эвфаузииды	5	0,13—0,26	[262]

Кэри обнаружили, что зависимость между скоростью дыхания и температурой для нескольких видов эвфаузиид (Thysanopoda monacantha, T. tricuspidata, T. obtusifrons, Meganyctiphanes norvegica, Euphausia americana, E. recurva и E. hemigibba) может быть представлена прямой линией на полулогарифмическом графике. Скорость дыхания E. pacifica, Thysanoessa raschii, T. spinifera, T. longipes и Tessarabrachion oculatum составляла в среднем 0,53 мкл O_2/мг сухой массы в час при 5°C, 0,79 при 10°C и 1,26 при 15°C [1012]. Скорости дыхания Euphausia pacifica у побережья штата Орегон адаптированы к сезонным изменениям температуры в диапазоне 5—10°C. Смолл и Хебард [1271] показали, что как акклиматизированные, так и неакклиматизированные животные адаптируются к одинаковому диапазону температуры и при адаптации животных к 5 или 10°C величины Q_{10} очень близки между собой (2,13 и 2,23).

У эвфаузиид, которые мигрируют на глубину до 600 м, где температура составляет приблизительно 5°C, при всех температурах скорости дыхания несколько ниже, чем у тех, которые мигрируют всего до 250 м, где температура 10°C. Средние скорости дыхания составляют

примерно 0,7 мкл O_2/мг сухой массы в час при 5°С и около 1,0 мкл O_2/мг сухой массы в час при 10°С. Иногда температура на поверхности может достигать 15°С, в этом случае происходит определенная компенсация дыхания, так что потребление кислорода увеличивается незначительно. Гилфиллан [485] также отметил, что E. pacifica может переносить повышение температуры до 15°С. Он показал, что прибрежные животные, скорость дыхания которых обычно выше, по-видимому, лучше адаптируются к изменениям условий среды.

Икеда [626, 628] исследовал зоопланктон многих таксономических групп из бореальных, умеренных, субтропических и тропических районов. Цель серии экспериментов — установить зависимость потребления кислорода от температуры. Всего в первой серии исследований было изучено около 77, во второй серии — 112 видов. Скорость дыхания у всех видов зоопланктона определялась при температуре окружающей среды, вследствие чего в большинстве случаев для каждого данного вида пределы изменений температуры были очень ограничены. Тем не менее Икеде удалось показать общее увеличение скорости дыхания с повышением температуры среды, причем, например, у бореального планктона потребление кислорода было ниже, чем у тропического (рис. 6.29). Более того, величины Q_{10} увеличивались от тепловодных к холодноводным видам.

Выше уже отмечалась описанная, например, Анраку, Шампальбер, Годи, Смоллом и Хебардом способность животных приспосабливать скорость дыхания к температуре. Это касается как заметных сезонных изменений температуры, так и ее колебаний в зависимости от географического положения и глубины. Хорошо известна способность многих животных приспосабливать скорость физиологических процессов к изменениям условий среды. На основании определения скоростей обмена у 13 таксономических групп с разных широт при различных температурах и условиях среды Мусаева и Шушкина [950] пришли к выводу, что у животных имеются компенсаторные механизмы, с по-

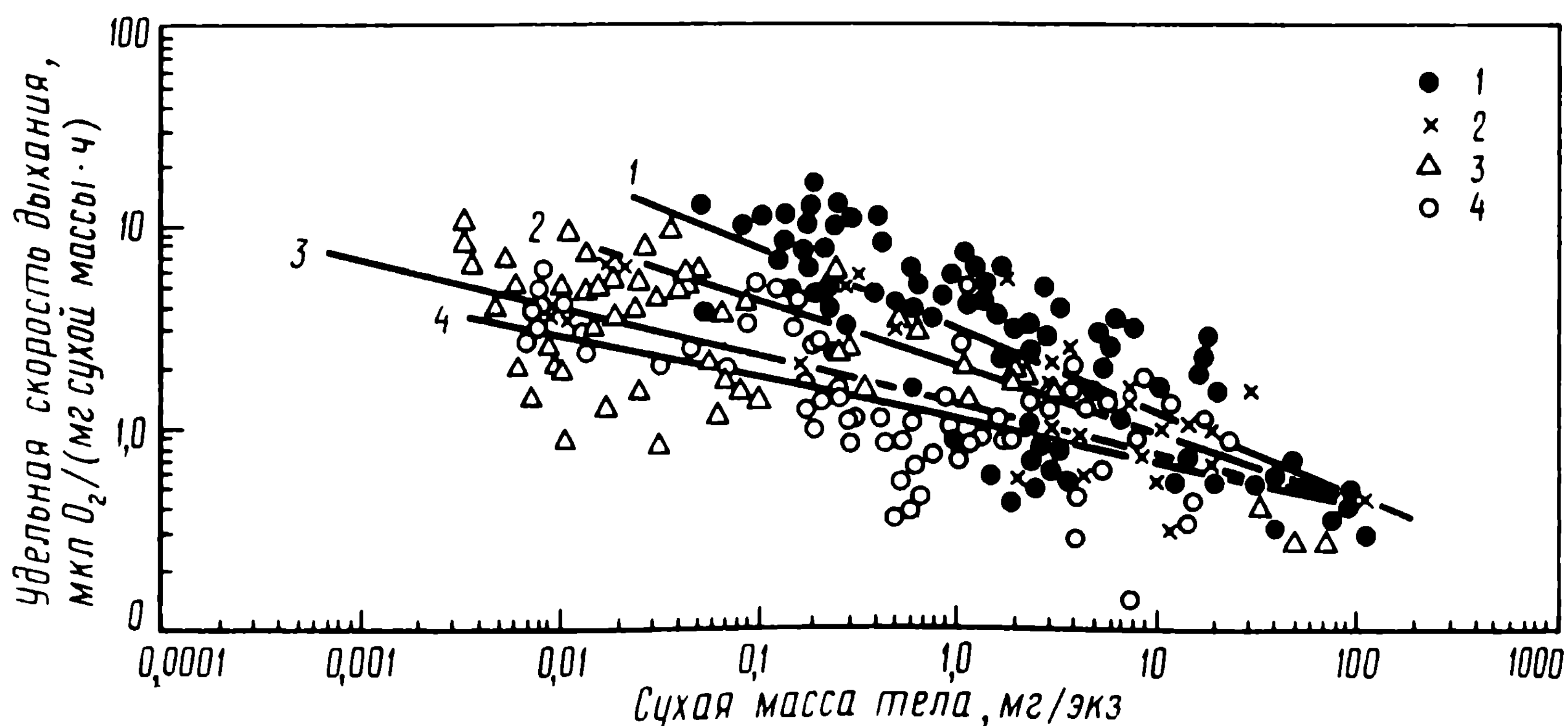


Рис. 6.29. Зависимость между удельной скоростью дыхания (на единицу массы тела) и сухой массой тела у тропического, субтропического, умеренного и бореального зоопланктона [628]:

1 — тропические виды; *2* — субтропические виды; *3* — виды умеренных широт; *4* — бореальные виды

мощью которых устанавливается оптимальный для данного вида уровень обмена. У зоопланктона адаптация скорости обмена к температуре часто весьма очевидна, и это может несколько затруднить критическую интерпретацию данных. Так, если зоопланктон выловлен в полевых условиях и перенесен в лабораторию даже на борту судна, он неизбежно ощущает некоторые изменения температуры и других характеристик окружающей среды. Большинство исследователей выдерживает животных перед опытом в стандартных условиях определенное время, обычно 24 ч. Затем животных переносят непосредственно в сосуд с водой экспериментальной температуры. В других случаях зоопланктон «кондиционируют» в течение нескольких часов при экспериментальной температуре, а затем начинают опыт. Хотя обычно считается, что акклиматизация (акклимация) продолжается довольно долго, кондиционирование животных в течение различного времени, очевидно, может ускорять акклиматизацию. В результате использованных в опытах животных иногда называют «частично акклиматизированными» или «полностью акклиматизированными».

Некоторые опыты были специально поставлены для изучения акклиматизации зоопланктона к температуре. Холкроу [533] с помощью кислородных электродов показал для особей «весеннего» поколения Calanus finmarchicus (т. е. развивавшихся при низкой температуре), которых содержали при 4°C, обычную зависимость между потреблением кислорода и температурой в диапазоне 4—10°C (возможно, также и ниже 4°C), но при температурах выше 10°C скорость дыхания уменьшалась. Возможно, такая температура находится за физиологическим пределом. Однако, если животные содержались в лаборатории в хороших условиях при температуре около 10°C и таким образом акклиматизировались к более высокой температуре, в опытах даже при температуре выше 10°C скорость дыхания несколько увеличивалась. Аналогичные опыты с «летним» поколением Calanus, развивавшимся при температурах около 15°C, показали лишь незначительное увеличение скорости дыхания при низких температурах (приблизительно 4—10°C), но при 15°C интенсивность дыхания резко возрастала. При 20°C скорость дыхания увеличивалась незначительно. По-видимому, между весенним и летним поколениями кривая зависимости потребления кислорода от температуры сдвигалась («транслокация»). Каждая кривая описывает хорошо известную зависимость увеличения скорости дыхания с температурой до максимальной (оптимум), при дальнейшем повышении температуры скорость дыхания не увеличивается; при последующем незначительном повышении температуры скорость дыхания обычно резко снижается, быстро приближаясь к летальным значениям.

Морейра и Вернберг [924] также проводили опыты с акклиматизацией самцов копепод Euterpina acutifrons. Животных, обитающих в относительно теплых водах, акклиматизировали к двум температурам (15 и 25°C). Скорости дыхания двух групп животных в этом диапазоне температур четко различались. Значительный интерес вызывают также две размерные группы самцов Euterpina. При акклиматизации к двум значениям температуры зависимости скорости дыхания от температу-

ры у них были различными. Анраку [34] обнаружил сезонные изменения зависимости дыхания от температуры у нескольких каляноид — Calanus finmarchicus, Pseudocalanus, Acartia tonsa и Acartia clausi. Ранее Коновер [260] показал, что температура по-разному влияла на дыхание представителей летнего и зимнего поколений обоих видов Acartia (рис. 6.30). Годи [466] обнаружил настоящую сезонную адаптацию скорости обмена у Centropages typicus. В течение большей части года потребление кислорода непосредственно зависело от температуры приблизительно до 17°С, однако влияние дальнейшего повышения температуры обусловлено сезоном. Например, у Centropages, пойманных в марте, скорость дыхания снижалась при температуре 20°С и становилась почти равной нулю при 25°С. Вместе с тем у копепод, пойманных в мае и августе, скорость дыхания закономерно увеличивалась до 20°С. В конце года температура даже 17°С была слишком высокой; максимальное потребление кислорода отмечалось приблизительно при 10°С. Некоторые исследования указывают, что в условиях значительных сезонных изменений температуры высокие температуры, летальные для зоопланктона зимой, вполне приемлемы летом.

У щетинкочелюстных Sagitta elegans потребление кислорода с повышением температуры увеличивалось, наблюдалась также некоторая сезонная акклиматизация к температуре [1211] (рис. 6.31). Обычно в ноябре и феврале скорость дыхания была меньше, чем в июне. Исследования осложнялись тем, что в течение большей части года Sagitta совершает заметные суточные вертикальные миграции, при которых температура среды в конце лета может меняться приблизительно от 4°С в глубинных слоях до 14°С у поверхности.

Ярко выраженную адаптацию скорости обмена к низкой температуре обнаружили Макуинни и Марциняк [812] при исследовании дыхания Euphausia superba. Они измеряли потребление кислорода при температурах от 0 до 15°С в течение 30 мин после поимки эвфаузиид. При 0 и 5°С потребление кислорода несколько увеличивалось, но в диапазоне 10—15°С оно оставалось постоянным (рис. 6.32, *а*). Величина Q_{10} для диапазона температур 0—5°С составляла 1,1—1,3. Животных собирали в море при температуре 0,1—0,28°С, делили их на группы и одну группу содержали при 0°С, а другую при 1°С в течение 36—40 ч, затем определяли дыхательную реакцию на изменения температуры (рис. 6.32, *б*). Особи, содержавшиеся при более низкой температуре, потребляли больше кислорода, чем содержавшиеся при более высокой температуре, что указывало на метаболическую адаптацию к низкой температуре. Дальнейшие доказательства этого были получены в опыте с содержанием при температуре 0°С двух групп особей, собранных в море при температуре от — 0,05 до —0,9°С. Реакция на изменения температуры у одной группы проверялась через 16—36 ч, у другой — через 4—5 сут (рис. 6.32, *в*). Животные, дольше содержавшиеся при 0°С, потребляли больше кислорода и Q_{10} в нижнем диапазоне температуры у них был меньше, чем у животных, содержавшихся при 0°С более короткое время. И наоборот, в верхнем диапазоне температуры животные, дольше содержавшиеся при 0°С, потребляли кислорода меньше, чем другие.

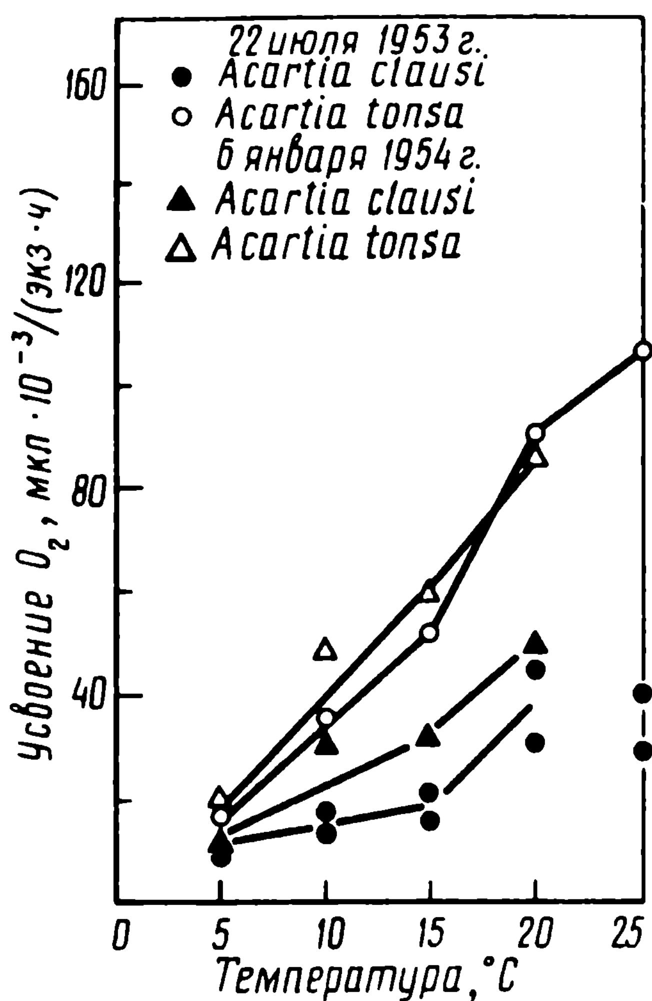


Рис. 6.30. Зависимость между дыханием и температурой у Acartia spp. летом и зимой [260]

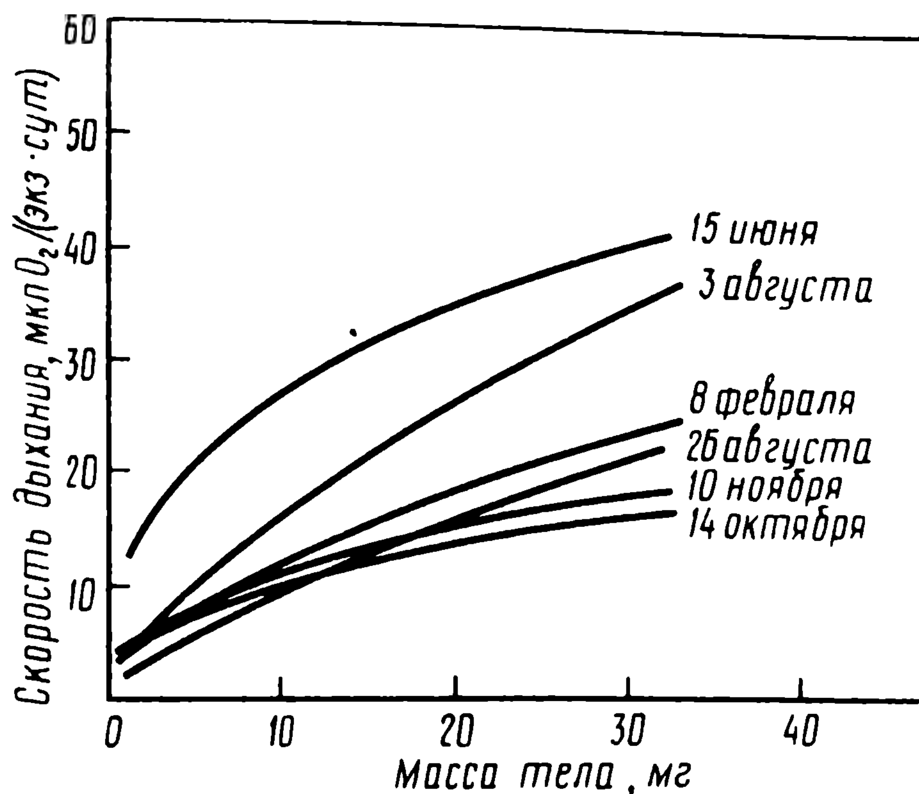


Рис. 6.31. Линии регрессии для опытов по дыханию Sagitta, проведенных на протяжении года при 4°С [1211]

Такую же адаптацию к низкой температуре среды, но в более ограниченном масштабе выявил и Коновер в опытах с Calanus hyperboreus. Более того, при очень низких температурах (—1,8°С) в антарктических водах скорость дыхания самки Rhincalanus gigas оказалась равной 0,47 мкл O_2/мг сухой массы в час [1090]. Более мелкие R. nasutus из умеренно теплых вод при 6,5°С потребляли обычно 0,61 мкл O_2/мг сухой массы в час. Для R. gigas дыхательный коэффициент, рассчитанный по выделению CO_2, был равен 0,44, что значительно ниже ДК для чистых жиров. Это наряду с высоким содержанием жиров в телах животных (60,5% сухой массы) свидетельствует об интенсивном окислении жиров.

Чайлдресс [230] получил очевидные доказательства заметного уменьшения скорости обмена у глубоководного зоопланктона. Было бы преждевременно объяснять это только влиянием очень низкой температуры среды в глубинах океана. Чайлдресс полагает, что слабая мускулатура и относительно большое количество жировых тканей у батипелагических животных, по-видимому, связаны с низкой интенсивностью обмена. Однако на уровень обмена может влиять также неполная метаболическая адаптация к низкой температуре [882]. Чайлдресс сравнил между собой представителей зоопланктона (эвфаузиид, мизид, декапод, остракод и т. д.) с разных глубин, причем все опыты были проведены при температуре 5,5°С, характерной для глубины примерно 600 м. Из табл. 6.15 видно заметное уменьшение скорости обмена с глубиной. Дальнейшие опыты с глубоководной копеподой Gaussia и мизидой Gnathophausia, проведенные Чайлдрессом [230, 232], также показали, что скорость дыхания у этих батипелагических форм очень низка. Чайлдресс [233] изучал зависимость потребления кислорода от

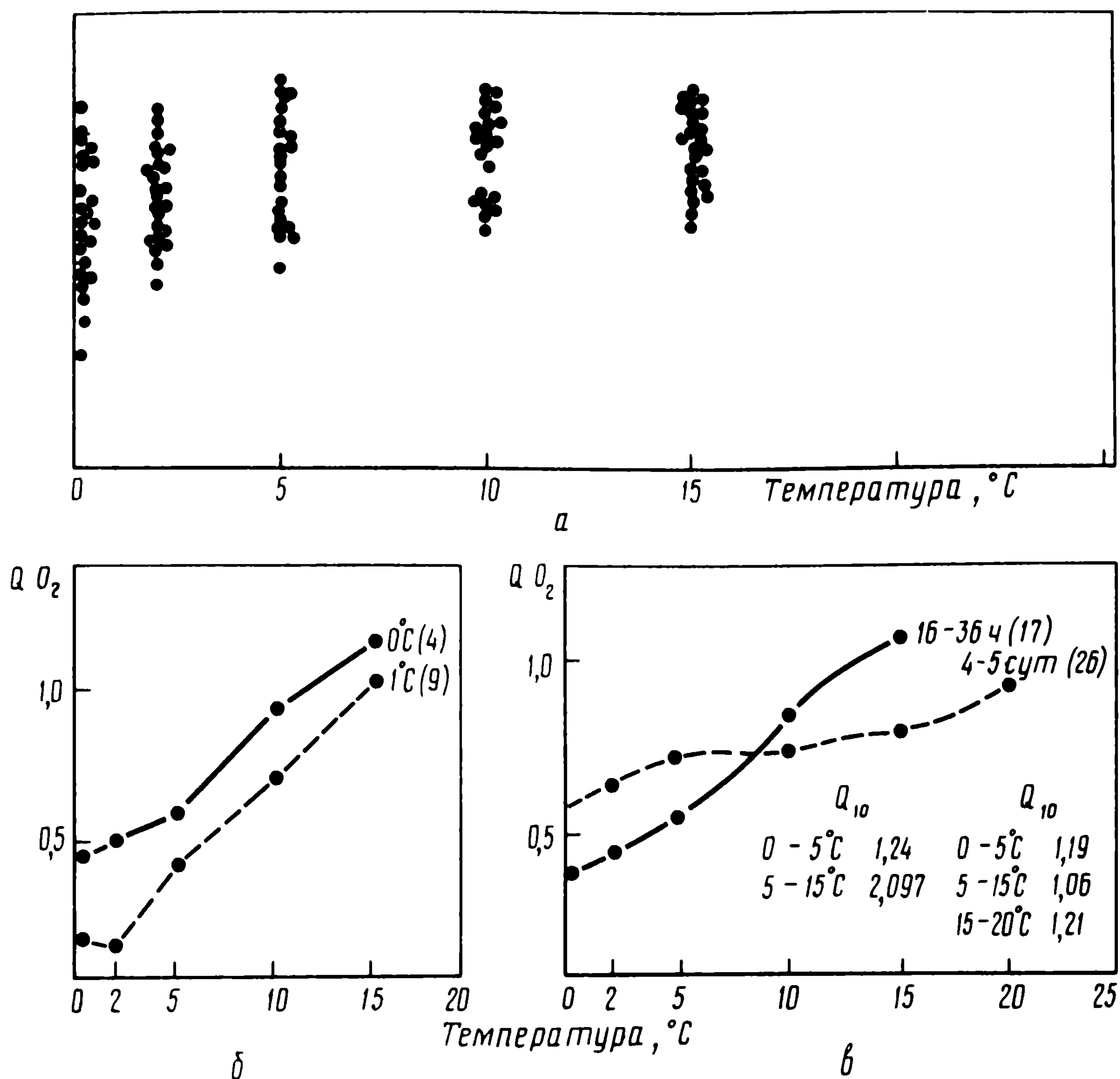


Рис. 6.32. Зависимость скорости потребления кислорода от температуры непосредственно после извлечения Euphausia superba из воды температурой —0,9 и —1,27°С (*а*); потребление кислорода спустя 36—40 ч после экспозиции при 0 и 1°С (*б*); влияние экспозиции при 0°С на зависимость потребления кислорода от температуры (*в*); величины Q_{10} слева — для животных, содержавшихся в этих условиях в течение 16—36 ч, справа — для животных, содержавшихся в течение 4—5 дней (*в*). В скобках — число животных [812]

температуры у Gaussia princeps — относительно глубоководной копеподы, которая у Калифорнии совершает суточные вертикальные миграции с глубины свыше 400 м, из слоя кислородного минимума, достигая ночью глубины 200—300 м.

С повышением температуры от 3,5 до 10°С потребление кислорода увеличивалось, однако в нижней части диапазона эта зависимость проявлялась сильнее: в диапазоне 3,5—7°С $Q_{10} = 2{,}6$, а в диапазоне 7—10°С $Q_{10} = 1{,}3$. Влияние температуры на скорость обмена было также связано с гидростатическим давлением. Так, в диапазоне температур 3,5—10°С и давлении 1 атм $Q_{10} = 1{,}46$, а при 181 атм $Q_{10} = 2{,}42$ (рис. 6.33). Оба фактора — и температура и гидростатическое давление — уменьшают потребление кислорода при пониженной температуре и повышенном гидростатическом давлении, характерных для больших глубин.

Годи [470] зарегистрировал увеличение скорости дыхания у морской копеподы Acartia clausi, прошедшей через систему охлаждения

электростанции, и у копепод, собранных из окрестных акваторий, куда поступали сбросные воды электростанции. Этот пример акклиматизации может иметь практическое значение.

Сходный характер акклиматизации был показан для видов, предварительно прошедших температурную акклиматизацию в лабораторных опытах при температуре от 10 до 28°С. Пример температурной акклиматизации тепловодного зоопланктона содержится в работе Биггса [135], который показал, что сифонофора Forskalia может адаптировать скорость обмена в диапазоне температур, различающихся по меньшей мере на 9°С. Однако кратковременное выдерживание при

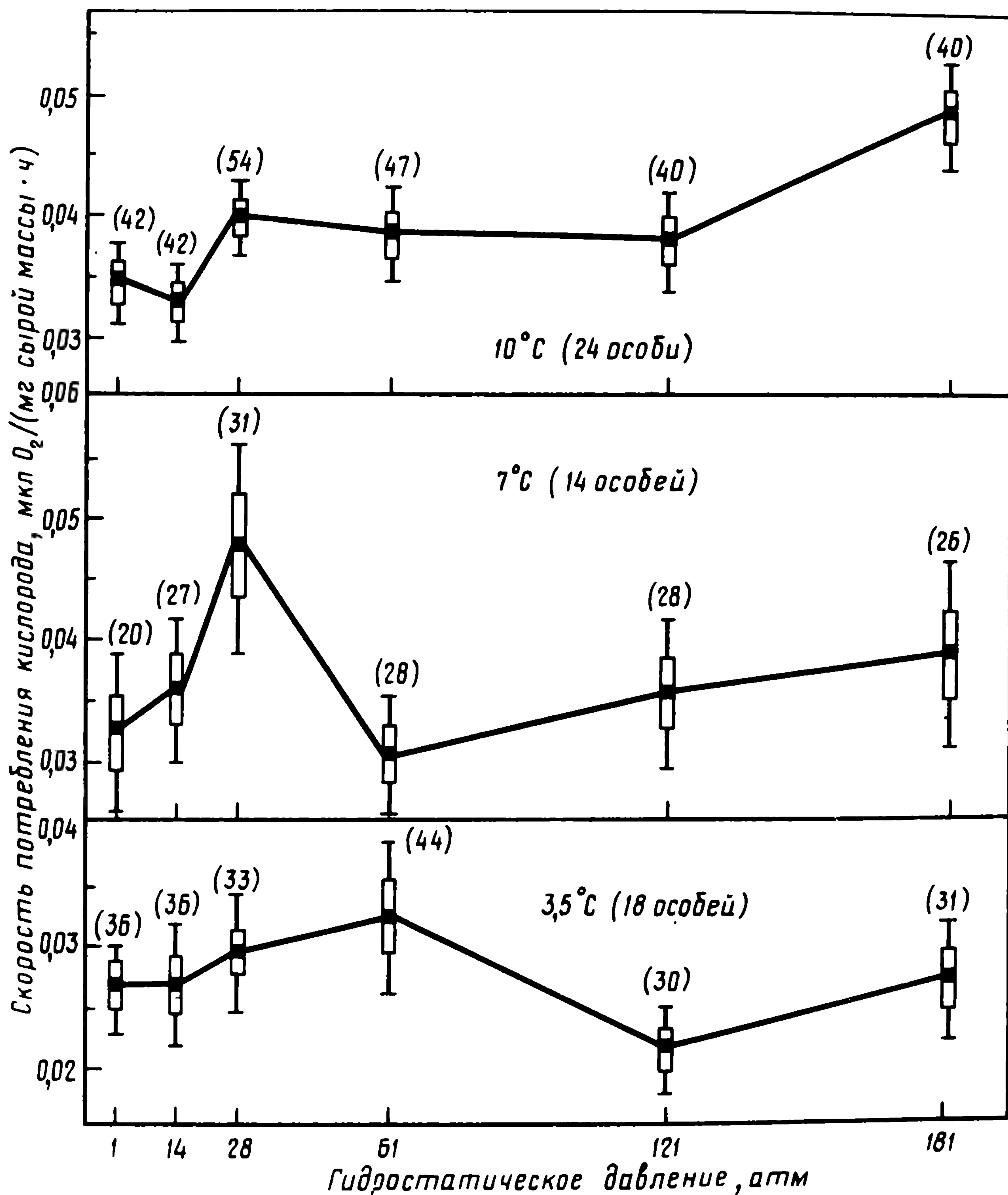


Рис. 6.33. Скорости потребления кислорода у Caussia princeps при разных значениях температуры и гидростатического давления.

Числа в скобках: число наблюдений; прямоугольники: стандартные ошибки средних в каждой точке; вертикальные линии: 95%-ный доверительный интервал (по *t*-критерию) [233]

Таблица 6.15. Зависимость между глубиной обитания и скоростью дыхания для некоторых пелагических рыб и ракообразных [230]

Глубина, м	Скорость дыхания, мг O_2/(кг сухой массы · мин)		τ	n	Сухая масса (диапазон), г
	диапазон	среднее			
0—400	6,2—15,3	12,6	±3,7	19	0,0041—0,104
400—900	1,46—10	4,5	±2,5	53	0,0049—2,22
900—1300	0,65—1,63	1,2	±0,3	8	0,132—2,02

температуре всего на 5°С ниже окружающей приводит к заметному (в 2—5 раз) уменьшению потребления кислорода. Биггс предположил, что сифонофоры и подобные им планктонные животные уменьшают свои метаболические потребности, мигрируя в более глубокие слои после ночного питания, при условии, что изменения давления незначительно влияют на скорость дыхания.

Один или два зоопланктонных вида были изучены на предмет выявления влияния температуры на дыхание в разных частях их ареала (см. данные Годи о Centropages и Calanus helgolandicus). Результаты свидетельствуют, что некоторая широтная акклиматизация возможна. Коновер [260, 261] обнаружил различную скорость дыхания у Acartia clausi в проливе Лонг-Айленд и в водах Саутгемптона, что может быть следствием температурной акклиматизации. Для очень широко распространенных видов зоопланктона, обитающих в значительном диапазоне температур, было бы интересно проанализировать зависимость дыхания от температуры у животных одного вида, но из разных районов. Представляется, что у таких видов, как Oithona similis, Beroe cucumis и Pleurobrachia pileus, или у очень широко распространенных представителей зоопланктона (Dimophyes arctica, Paracalanus parvus) существуют разные расы, возможно генетически обособленные, но не исключена и фенотипическая акклиматизация к различным температурным режимам, которая отражается на потреблении кислорода.

Кроме акклиматизации, обусловленной генетическими изменениями, в приведенных выше примерах наблюдались и другие типы акклиматизации. В соответствии с некоторыми методиками отдельные группы экспериментальных животных кондиционировали путем содержания до опыта при различной температуре. В отличие от этих акклиматизированных групп существуют популяции определенных видов, которые, обитая в разных районах, акклиматизировались к разным температурным режимам. Многие случаи акклиматизации связаны, однако, с сезонными различиями в метаболической реакции на изменения температуры. В свою очередь, это в большинстве случаев обусловлено различной реакцией отдельных поколений данного вида, появляющихся в разное время года. Проблема изменений интенсивности обмена у различных поколений (генераций) одного вида сложна. Поколения зоопланктона не только могут развиваться при разных температурах, но и все параметры окружающей среды, в том числе количество и качество пищи и содержание следовых веществ органического и неор-

ганического происхождения, могут изменяться по сезонам по крайней мере в прибрежных местообитаниях и в умеренных и высоких широтах. У многих видов отдельные поколения различаются по размерам тела, однако возможны и более тонкие различия, например в биохимическом составе. В связи с этим некоторые зависимости между поколением и скоростью дыхания будут рассмотрены отдельно. При изучении различий в потреблении кислорода в зависимости от сезона и поколения необходимо учитывать размеры тела данного вида.

Размеры тела. Имеется много данных о зависимости потребления кислорода от размера тела, обычно выраженного в единицах сухой массы, поскольку размер одного зоопланктонного животного может зависеть от сезона, содержания жира, воды и других факторов. В работе Самеото [1211] было показано, что скорость дыхания Sagitta elegans с увеличением размера тела возрастала при всех экспериментальных температурах — от 1,5 до 15°С (рис. 6.34). Данные Шампальбер и Годи [221] по потреблению кислорода лучше соотносятся с массой тела животных, аналогично данные Анраку [34] выражены как скорость дыхания одной копеподы на единицу сухой массы тела. Как указывают Коркетт и Макларен [275], зависимость на основе массы прослеживается более четко, и в настоящее время принято связывать потребление кислорода с массой. Однако методы определения сухой массы нуждаются в стандартизации, в литературе много примеров противоречивости данных по сухой массе.

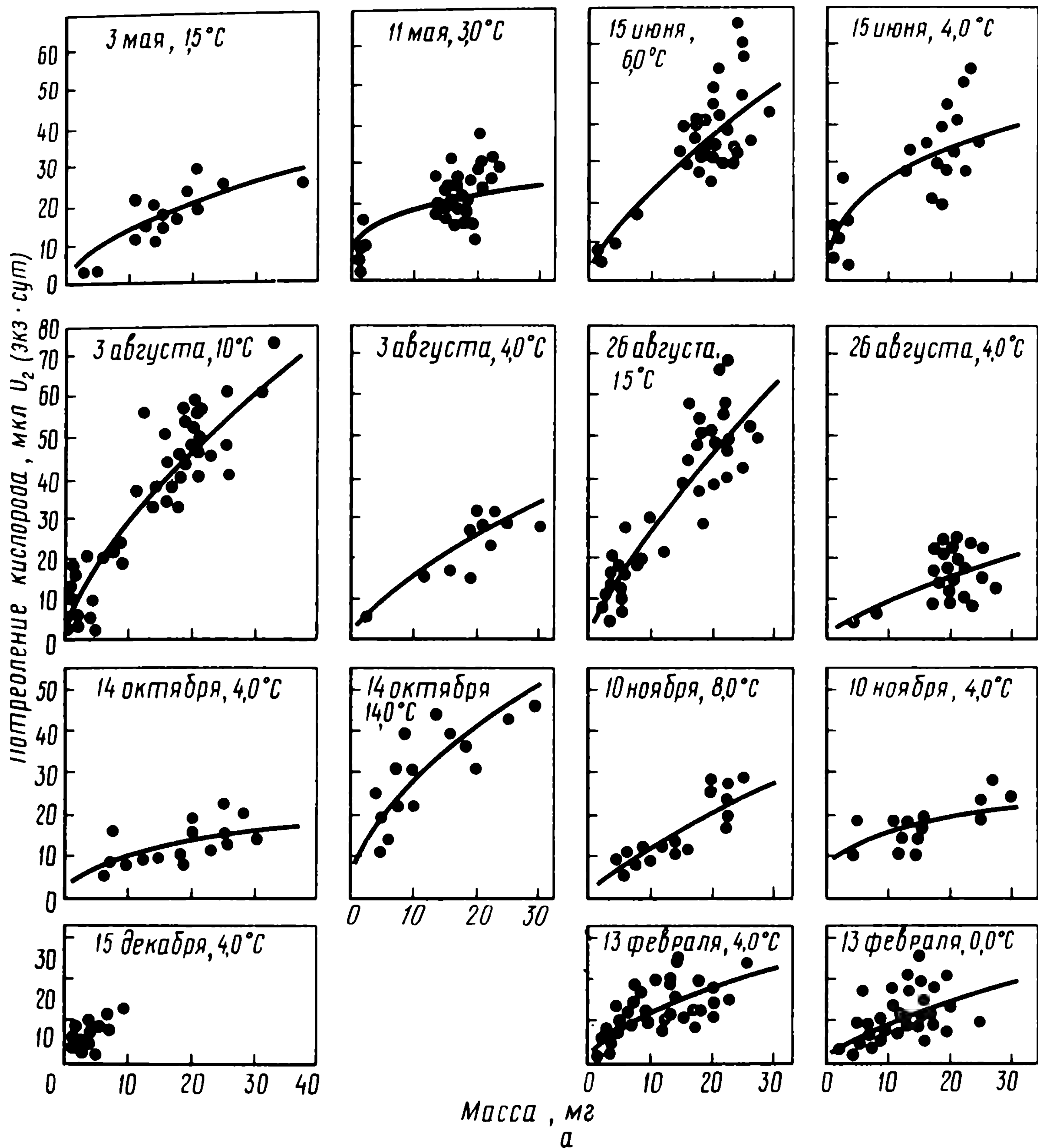
У некоторых представителей студенистого зоопланктона величины сухой массы могут быть обманчивы из-за очень высокого содержания воды и золы (см. гл. 1). Многие исследователи пытались найти зависимость между размером тела и скоростью дыхания. Раймонт и Голд [476, 1103] на основании результатов определений потребления кислорода несколькими мелкими копеподами, а также Calanus и Euchaeta предположили, что скорость дыхания связана с площадью поверхности животного. Поскольку у каляноид соотношения длин уросомы и цефалоторакса значительно различаются, площадь поверхности рассчитывали исходя из длины цефалоторакса. У нескольких видов и стадий развития каляноид дыхание, по-видимому, пропорционально длине цефалоторакса в степени 2,2. Данные хорошо описывались уравнением

$$\lg R = 2{,}19 \lg L - 0{,}928,$$

где R — скорость дыхания при 17°С; L — длина цефалоторакса.

Однако различия формы тела у разных видов каляноид, особенно отклонения от приблизительно цилиндрической формы цефалоторакса (например, у Temora longicornis), требуют внесения определенной поправки на длину тела при использовании этого уравнения.

Дальнейшие исследования [1097] того же вида копепод из вод северо-восточного побережья США и некоторых других каляноид подтвердили существование зависимости между дыханием и площадью поверхности с учетом различий в форме цефалоторакса, например у Eurytemora herdmani. Единственным исключением была копепода Tortanus discaudatus, скорость дыхания которой была, по-видимому, высока (см. ниже). Многие исследователи, в том числе Коновер [260, 261,



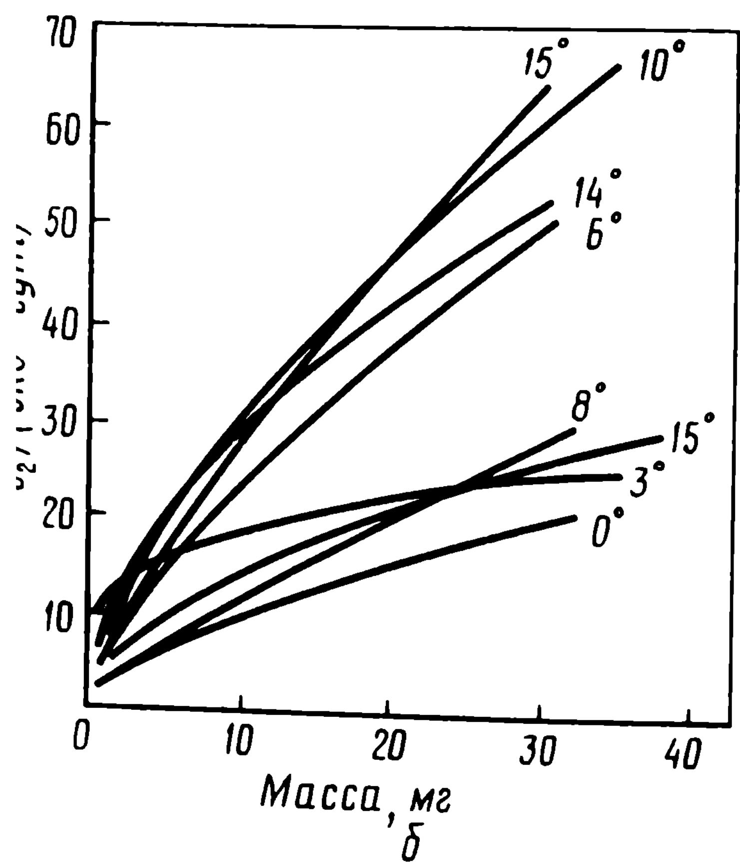


Рис. 6.34. **Зависимость потребления кислорода от живой массы тела, полученная в опытах по скорости дыхания Sagitta elegans при различных температурах и в разное время.**

Кривые построены по уравнению $Y = aX^{в}$; *а* — данные отдельных опытов; *б* сравнение зависимостей между скоростью дыхания и живой массой тела при температурах от 0 до 15°C (за исключением 4°C) [1211]

262], считали, что дыхание теснее связано с массой тела, чем с площадью его поверхности. Предложенная зависимость имела следующий вид:

$$R = aW^b$$

или

$$\lg R = b \lg W + \lg a,$$

где R — скорость дыхания, выраженная в мкл O_2/(экз·ч) или мкл O_2/(мг массы тела·ч); W — масса; a и b — константы.

Константа a характеризует интенсивность обмена. Кроме температуры, на нее могут влиять такие факторы, как региональные и сезонные различия, принадлежность к определенному поколению и концентрация пищи [267]. В различных исследованиях было показано, что константа b колеблется от 0,622 до 1,06. Если бы площадь поверхности была прямо пропорциональна скорости дыхания, теоретическая величина b равнялась бы 0,67, если бы она была пропорциональна массе, $b = 1{,}0$. Как указывает Маршалл [841], значения, получаемые в опытах, как правило, лежат между этими двумя крайними значениями. Например, Коновер приводит величину 0,86 — среднее для семи неритических видов копепод, Раймонт и Голд [1103] — 0,73 для четырех морских копепод. Шампальбер и Годи [221] предложили ряд уравнений для разных экологических группировок копепод у северо-западного побережья Африки. Изредка величины b оказываются значительно ниже 0,67. Однако Смолл и Хебард [1271] и Паранджейп [1012] для Euphasia pacifica приводят величины b, очень близкие к 1,0.

Наиболее подробную серию определений, которая включала много разных представителей зоопланктона, провел Икеда [626, 628]. Зависимость между дыханием и массой тела была рассчитана для каждой широтной группировки, бореальных, умеренных и тропических видов, а масса тела учитывалась как сырая, сухая и сухая обеззоленная. Результаты указывают, что скорость обмена теснее связана с суммарной массой органического вещества и корреляции особенно высокодостоверны для бореальных и умеренных видов (рис. 6.35); для которых величины b соответственно равны 0,865 и 0,679 [626]. Впоследствии Икеда [628] вывел уравнение регрессии с коэффициентами корреляции от 0,959 для бореальных до 0,886 для тропических видов. Корреляции были высокодостоверны для всех географических групп.

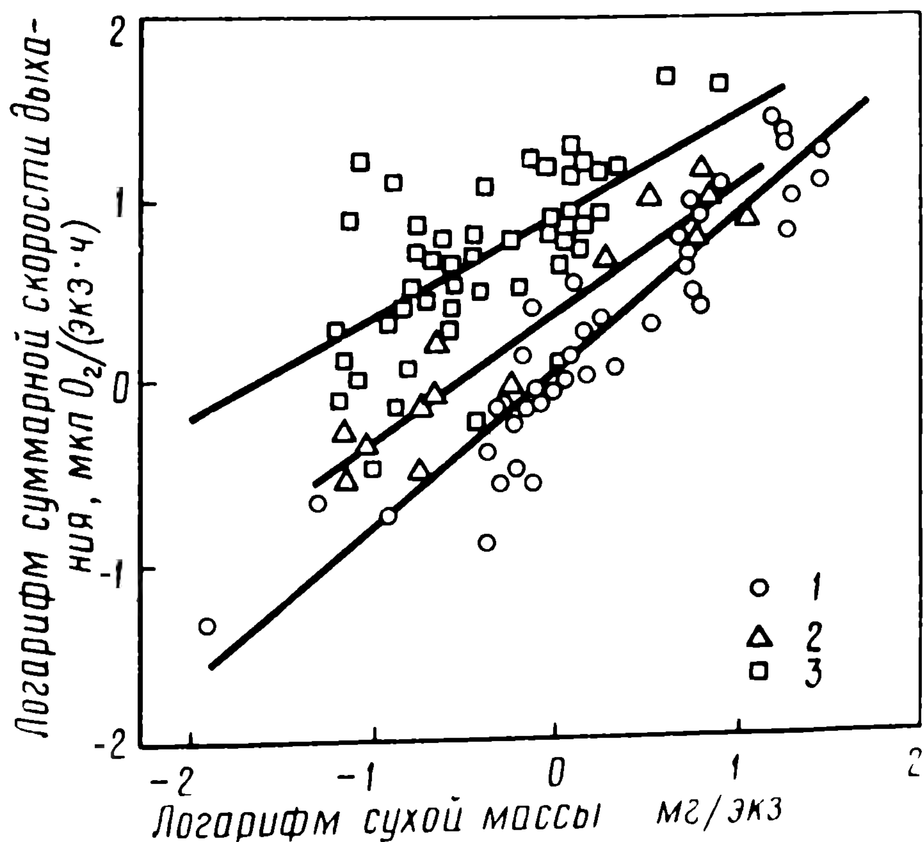


Рис. 6.35. Линии регрессии для планктонных животных из бореальных, умеренных и тропических вод, связывающие логарифмы суммарной скорости дыхания [в мкл O_2/(экз· ч)] с логарифмом сухой массы (в мг/экз) [626]:

1 — бореальные виды; *2* — виды умеренных широт; *3* — тропические виды

Таблица 6.16. Величины Q_{10} для скоростей дыхания планктонных животных [626]. *Расчеты основаны на опытах, проведенных в разных широтных зонах*

Виды		Сухая масса тела, мг		
		0,1	1,0	10
Бореальные	(8°С)*			
		3,6	2,7	2,0
Умеренных вод	(17°С)			
		3,3	2,3	1,6
Тропические	(29°С)			

* Температура в скобках — средняя температура опыта.

Упоминавшееся выше увеличение скорости дыхания с повышением температуры среды ясно видно на графике зависимости дыхания от массы тела. Тесная связь дыхания с массой органического вещества очевидна, но изменение количества некоторых биохимических составляющих, особенно жиров, может осложнять эту зависимость. Более того, дыхательный обмен независимо от того, как он происходит — через жабры или через всю поверхность тела, преимущественно связан с поверхностью, и, таким образом, площадь поверхности изначально имеет большое значение. Выполненный Коновером [260] анализ дыхания различных представителей зоопланктона (амфипод, эвфаузиид, копепод) также подтвердил роль размеров тела. В этих и других исследованиях можно было также показать, что точно установленный для многих животных факт уменьшения скорости дыхания (обмена) на единицу массы тела с увеличением его размера относится и к зоопланктону. Икеда [626] показал это отдельно для планктонных животных из бореальных, умеренных и тропических районов (см. рис. 6.35), а в дальнейшем пришел к выводу, что Q_{10} для дыхания снижался с увеличением массы животных всех трех групп (табл. 6.16). Коновер [262] установил, что удельная скорость уменьшается с увеличением размера тела и в каждой данной размерной группе хищный зоопланктон имеет более высокую скорость дыхания, чем растительноядные животные той же размерной группы. Он объяснял это большими затратами энергии на преодоление отрицательной плавучести и активное плавание в поисках добычи. Обнаруженная ранее более высокая скорость дыхания у хищного Tortanus по сравнению с растительноядными копеподами подтверждает этот вывод [267, 1097].

Икеда [626] обнаружил лишь небольшие различия между двумя группами, но согласился, что такие более активные зоопланктонные животные, как эвфаузииды и амфиподы, по-видимому, дышат с большей скоростью, чем медленно плавающие виды. В своем следующем исследовании Икеда [628] подтвердил снижение удельной (на единицу массы) скорости дыхания с увеличением массы тела для каждой из четырех географических группировок и общее увеличение скорости обмена зоопланктона с повышением температуры местообитания. Он предположил, что скорость дыхания [R, мкл O_2/(экз•ч)] может быть определена, если известны температура местообитания

(T, °C) и масса тела животного (W, мг сухой массы) по уравнению

$$\lg R = (-0{,}01089\ T + 0{,}8918)\lg W + (0{,}02438\ T - 0{,}1838).$$

Он также обнаружил, что скорость дыхания активных групп зоопланктона эвфаузиид, амфипод и личинок рыб — несколько выше, а студенистого зоопланктона (стрекающих, гребневиков и оболочников) — ниже, чем прочего зоопланктона того же размера. Так, даже у таких явно хищных животных, как стрекающие и гребневики, скорость дыхания ниже, чем у некоторых растительноядных животных. Коновер [262] сравнивал между собой виды одного и того же таксона. Сравнение скоростей дыхания разных видов сифонофор и гребневиков представляет интерес в том отношении, что некоторые из них значительно активнее других при преследовании и поимке добычи [544, 802]. В этой связи особый интерес представляют исследования Биггса [135]. Он измерял скорость дыхания многих тропических и субтропических студенистых зоопланктонных животных (сифонофор, медуз, гребневиков, гетеропод, сальп и т. д.), собранных аквалангистами и содержавшихся затем на борту судна в проточном бассейне с морской водой (средняя температура около 26°С). Из-за низкого содержания углерода в сухой массе у большинства представителей студенистого зоопланктона измерения дыхания (и экскреции) были стандартизованы на содержание белка. Заметного кратковременного увеличения интенсивности обмена после поимки не наблюдалось, хотя активность некоторых видов в опытных сосудах была, по-видимому, подавлена.

Кроме колебаний, обусловленных размерами (у более мелких животных скорости дыхания выше), скорость дыхания зависела от таксономической принадлежности животных. Например, у сифонофор-физонектид скорость дыхания выше, чем у цистонектид, причем это может быть связано с отсутствием у цистонектид плавательных колоколов, что снижает их активность. У сифонофор-каликофор скорости обмена резко колебались, что, вероятно, отражает различия форм в пределах группы — от медленно плавающих, например Hippopodius и Abyla, до более активных Stephanophyes. У растительноядных сальп, особенно у мелких долиолид, скорости обмена высокие, что, по-видимому, обусловлено их активными мышечными прокачивающими движениями. Скорости дыхания у колоний сальп ниже, чем у одиночных форм того же размера. Для цидиппидных гребневиков и многих медуз характерны низкие скорости обмена, однако у некоторых лобатных гребневиков, особенно у активных Ocyropsis, скорости

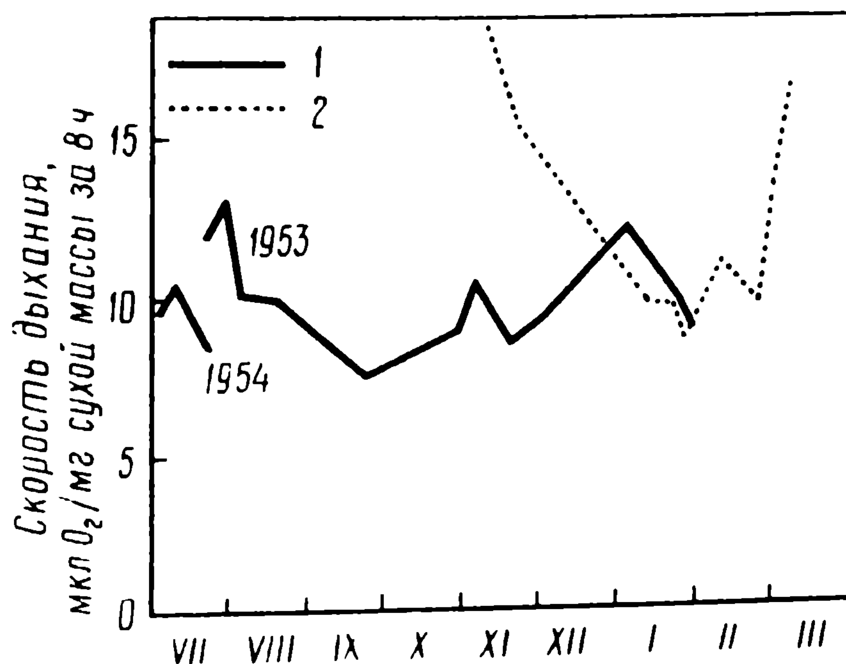


Рис. 6.36. Сезонные колебания скорости дыхания Acartia tonsa (*1*) из пролива Лонг-Айленд и A. discaudata (*2*) из вод у Саутгемптона [261]

дыхания высокие. Таким образом, предположение Икеды о влиянии активности планктона на скорость дыхания не опровергается, однако Биггс ясно показал, что диапазон активности дыхания у так называемого студенистого зоопланктона очень широк.

Зависимость скорости обмена от размера тела тесно связана с изменениями потребления кислорода, которое, в свою очередь, зависит от поколения и площади поверхности тела для данного вида зоопланктона (см. выше), поскольку линейные размеры тела представителей одного вида часто заметно колеблются.

Сезонные и географические колебания. В приведенных выше примерах сезонных и региональных колебаний потребления кислорода в пределах какого-либо вида скорость дыхания обычно рассчитывалась на единицу массы тела [34, 275, 466]. Коновер [261] также получил веские доказательства сезонного уменьшения интенсивности дыхания на единицу массы тела нескольких каляноид, в первую очередь Acartia discaudata из района Саутгемптона (рис. 6.36). Раймонт (неопубликованные данные) обнаружил заметное снижение зимой скорости дыхания мелких каляноид из того же района, связанное с неодинаковыми размерами особей отдельных поколений. Маршалл и Орр [848, 852] сообщали о сезонных колебаниях потребления кислорода несколькими каляноидами (Calanus, Centropages hamatus, Acartia clausi, Pseudocalanus и Temora): весной интенсивность дыхания увеличивалась, а в начале лета — снижалась. Хотя наблюдения проводились только с марта по июль, в апреле — мае отмечен четкий максимум (рис. 6.37).

Маршалл [841] перечисляет следующие факторы, которые могут повлиять на весеннее увеличение интенсивности дыхания: размер тела особей весеннего поколения копепод обычно максимален, пищи много (см. ниже) и зрелые самки активно размножаются (хотя скорость дыхания даже половозрелых копепод затем уменьшается). Повышающаяся весной температура также может служить импульсом для увеличения интенсивности дыхания. Дальнейшие исследования, однако, показали, что изменение скорости дыхания частично связано с определенными изменениями физиологического состояния. Бернер [121] после внесения поправки на размер Temora обнаружил весеннее увеличение интенсивности дыхания. Годи [466], который также учитывал размерные различия поколений, обнаружил четкие колебания интенсивности дыхания у разных поколений Centropages. В дальнейших исследованиях в Средиземном море Годи [467] показал сезонные изменения интенсивности дыхания на единицу массы тела для четырех каляноид: Centropages typicus, Temora stylifera, Acartia clausi и Calanus helgolandicus. Максимальная интенсивность наблюдалась обычно весной, приблизительно во время увеличения количества фитопланктона, однако основные изменения были вызваны температурной акклиматизацией. Однако колебания коэффициента Q_{10}, по-видимому, связаны с различиями поколений копепод.

У самок Calanus отмечалась сезонная адаптация скорости дыхания, несмотря на различия размеров и степени зрелости

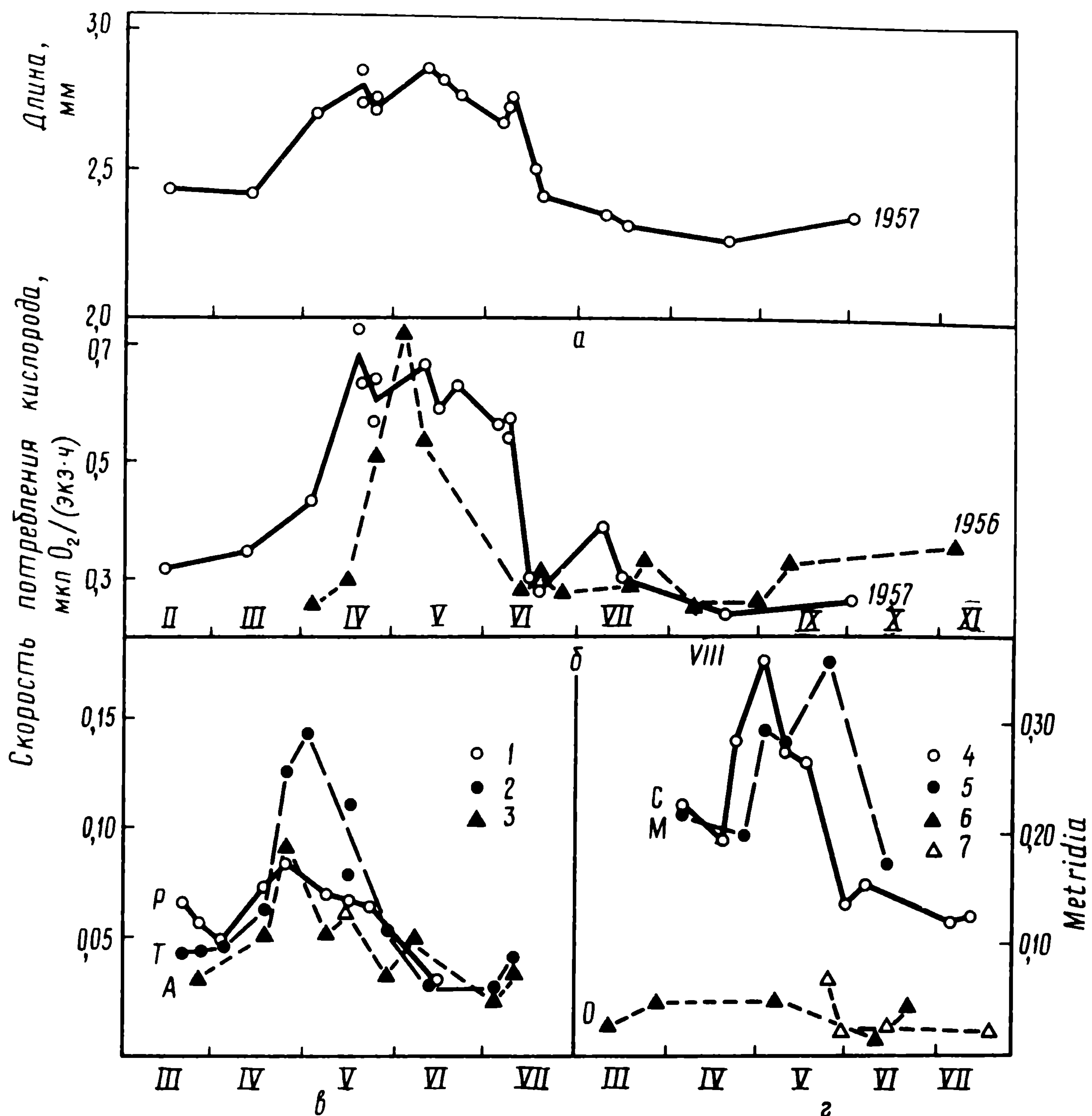


Рис. 6.37. Сезонные изменения потребления кислорода копеподами:

а — длина метасомы (в мм) у зрелых самок Calanus finmarchicus в 1957 г.; *б* — потребление кислорода зрелыми самками C. finmarchicus в 1956 и 1957 гг.; *в* — потребление кислорода Pseudocalanus elongatus (*1*), Temora longicornis (*2*) и Acartia clausi (*3*) в 1956 г.; *г* — Centropages hamatus (*4*), Metridia lucens (*5*) и Oithona similis (*6*), все в 1956 г.; O. similis (*7*) в 1965 г. [841]

[268, 292]. Последняя, как показали Маршалл и Орр [847], влияет на дыхание животных. У половозрелых самок интенсивность потребления кислорода значительно выше, чем у неполовозрелых того же размера. Особенно важным представляется факт, что у V копеподитной стадии Calanus наблюдалась очевидная сезонная адаптация скорости обмена. V стадия Calanus обычно зимует в глубинных водах и относительно неактивна, зимой не совершает суточных вертикальных миграций. Кроме того, она, по-видимому, существует за счет пищевых (жировых) запасов (см. ниже). Любое уменьшение скорости обмена в период зимовки, очевидно, дает животным определенное преимущество. Коновер и Корнер [268] показали, что потребление кислорода V стадией зимой очень заметно снижалось — с 79 до 31 мкл O_2/(мг•сут). Аналогичное снижение

неоднократно подтверждалось в других исследованиях. Снижение скорости дыхания у других копепод совпадает с этими результатами и подтверждает наблюдения Маршалл и Орра, о том, что пик интенсивности дыхания приходится на весну. Исключение из этого правила составляет циклопоида Oithona [847]. Известно, что виды этого рода — явно выраженные хищники и отсутствие весеннего подъема интенсивности дыхания может быть связано с их хищным образом жизни. По данным Маршалл и Орра, скорость дыхания этих животных относительно размера их тела выше, чем у других копепод. Неизвестно, снижается ли уровень их обмена зимой. Лампитт [728], однако, сообщает о низкой скорости обмена у O. nana и считает, что, несмотря на пониженные суточные энергетические потребности, они должны существовать за счет всеядного питания, поскольку науплии могут удовлетворить их суточные потребности всего на 25%.

Что касается Calanus hyperboreus, то Коновер [263] обнаружил у него еще более заметные сезонные колебания скорости обмена с максимумом весной, что совпадает с периодом активности животных и их интенсивным питанием. Максимум наблюдается в апреле — мае, летом и осенью скорость обмена снижается до зимних значений. Сезонные изменения прослеживаются у V копеподитной стадии и взрослых самок. У голодающих животных скорость обмена обычно ниже, чем у питающихся копепод, хотя иногда питание V копеподитной стадии, по-видимому, очень незначительно влияло на их дыхание. Половозрелые самки Calanus hyperboreus более интенсивно потребляют кислород, чем неполовозрелые, и даже в ноябре — декабре, задолго до какого-либо заметного увеличения количества фитопланктона у взрослых особей, вступивших в период созревания гонад, среднее потребление кислорода составляет 20 мкл O_2/(экз•сут) по сравнению с 15 мкл O_2/(экз•сут) у неполовозрелых самок. После внесения поправок на массу тела оказалось, что половозрелые самки дышали приблизительно вдвое интенсивнее неполовозрелых особей VI копеподитной стадии. Период активного питания и повышенной интенсивности обмена занимает, по-видимому, не более 10—20% года, а в течение остальной части года Calanus hyperboreus снижают скорость обмена и живут относительно экономно на пищевых запасах (см. ниже). В лаборатории животные, которым давали пищу, за несколько недель акклиматизировались, становились более активными, скорость обмена у них заметно увеличивалась.

Скорости дыхания видов из разных районов одного ареала неодинаковы. Хотя некоторые наблюдавшиеся у Calanus finmarchicus различия могут быть частично связаны с разной методикой лабораторных опытов и неполной акклиматизацией, колебания скоростей дыхания у представителей различных популяций, по-видимому, объясняются не только изменчивостью размеров. По данным Коновера [262], у Calanus с банки Джорджес скорость потребления кислорода значительно выше, чем у того же вида из залива Мэн, хотя места поимки отстоят друг от друга менее чем на 185 км.

Редфилд [1121] обнаружил существование в этих двух районах разных генераций копепод. Омори [992] продемонстрировал различия в потреблении кислорода у Calanus cristatus (V копеподитная стадия) из северных и южных частей ареала после внесения поправок на различия в размерах животных. Величины потребления кислорода, полученные Икедой [626] для того же вида копепод, значительно выше полученных Омори. В последующих опытах Икеды [627] величины потребления кислорода приблизительно вдвое превышали полученные им же ранее значения. Хотя последние опыты были проведены в открытой проточной системе на борту судна, так что копеподы вынуждены были активно плавать и питаться, скорости дыхания резко колебались. Это наряду с прочими факторами позволяет предположить, что использованные в опытах копеподы относились к разным популяциям.

Не у всех представителей зоопланктона проявляются такие географические колебания. Коновер и Лалли [271, 272] показали, что у гимносоматы Clione limacina скорость дыхания непосредственно зависит от размера тела и заметные географические или сезонные изменения отсутствуют.

Питание и голодание. Хотя в некоторых опытах было показано, что влияние потребления пищи на дыхание незначительно, у голодающего зоопланктона скорость обмена обычно понижена. В общем, у зоопланктона, обитающего в условиях ограниченного количества пищи скорость дыхания обычно ниже, чем у популяций того же вида в районе, где пищи много. Выше уже упоминались опыты Коновера с Calanus hyperboreus. В длительных опытах Коновер [264] показал, что при голодании потребление кислорода определенно снижается. Однако влияние питания на дыхание других видов не всегда столь очевидно [268]. Икеда [627] пришел к выводу, что удвоенное потребление кислорода у Calanus cristatus в открытой проточной системе по сравнению с копеподами, которых содержали в закрытых камерах без пищи, в основном обусловлено активным питанием. Тагути и Исии [1307] также сообщали о более высоких скоростях дыхания у Calanus cristatus и Calanus plumchrus в опытах, в которых копепод сразу же после поимки помещали в природную морскую воду на борту судна. Они объясняют повышенную интенсивность обмена наличием большого количества пищи.

Корнер и др. [281] измеряли потребление кислорода у питающихся и голодающих самок Calanus, внося поправку на дыхание используемых в качестве пищи водорослей. У питающихся животных интенсивность дыхания повышалась. Например, в одном опыте с увеличением концентрации пищи от нуля до 78 мкг N/л потребление кислорода увеличивалось с 38 до 110 мкл O_2/мг сухой массы в сутки. Раймонт не обнаружил явного влияния питания и голодания на дыхание Pseudocalanus [1097]. Однако у Tortanus discaudatus за голоданием следовало очень резкое снижение потребления кислорода и у Centropages hamatus, которого можно, по крайней мере частично, отнести к хищникам, голодание также приводило к снижению потребления кислорода. У Acartia при питании потребление

кислорода увеличивалось [260]. Этот эффект, очевидно, частично видоспецифичен. Голодание, по-видимому, больше влияет на хищные виды, чем на растительноядные, особенно располагающие значительными жировыми запасами.

Икеда [628] описывает влияние голодания на выживание и дыхание разных видов и размерных групп зоопланктона. Полученные им данные рассмотрены ниже при обсуждении других аспектов обмена, здесь, однако, стоит отметить, что позднее [629] на нескольких растительноядных видах (Calanus plumchrus, Paracalanus parvus, Euphausia pacifica) и на собранном у берегов Британской Колумбии хищном зоопланктоне Pleurobrachia и Parathemisto он показал, что у сытых животных скорость дыхания оставалась постоянной или даже увеличивалась, в то время как при голодании она последовательно снижалась. Скорости менялись по-разному, например, у Calanus и особенно у Euphausia по мере голодания скорость дыхания снижалась довольно медленно, а у Paracalanus и Pleurobrachia очень быстро. Ниваль и др. [984], изучавшие Temora stylifera, собранных у берегов Марокко, также показали, что в течение семи дней опытов голодание приводило к быстрому снижению скорости дыхания и закономерному уменьшению скорости экскреции. Сухая масса тела уменьшалась после четырех дней голодания, а отношение O/N снижалось приблизительно с 17 до 7, что позволяет предположить, что уже через четыре дня после начала голодания животные переходят на использование белков для выживания. Икеда рассматривает также динамику скорости экскреции и массы тела животных (см. ниже). Существенно также обнаруженное Коновером и Лалли [271, 272] очень заметное увеличение скорости дыхания у Clione limacina при питании; они установили зависимость между скоростью обмена и рационом.

Соленость. На обширных пространствах океанов изменения солености слишком незначительны, чтобы оказать какое-либо влияние на дыхание животных. Что же касается прибрежных районов, особенно эстуариев, где изменения солености могут быть значительными, данные о влиянии этих изменений на скорость дыхания зоопланктона слишком скудны.

Маршалл и Орр [845] и Маршалл [841] наблюдали снижение потребления кислорода с уменьшением солености при переносе Calanus finmarchicus в воду с последовательно уменьшающейся вплоть до $17^0/_{00}$ соленостью; Анраку [34] использовал в опытах морскую воду разной степени разбавления вплоть до $21{,}5^0/_{00}$ и подтвердил, что с понижением солености скорость дыхания уменьшается. Скорость дыхания Centropages hamatus в его опытах уменьшалась втрое по сравнению с исходной при снижении солености до $13{,}5^0/_{00}$. У эвфаузииды Euphausia pacifica снижение солености также обычно вызывает уменьшение потребления кислорода [485]. Однако при этом имеет значение и температура. При температуре 5°C снижение солености до $24^0/_{00}$ оказывает, по-видимому, незначительное влияние на дыхание. При более высоких температурах влияние солености на потребление кислорода различно, но, например, при

15°C снижение солености всего до 27‰ уменьшает интенсивность дыхания. Джоуд [640] обнаружил некоторое уменьшение интенсивности дыхания у двух видов мизид — Archaeomysis grebnitzkii и Neomysis awakschensis — при снижении солености с 30 до 22,5‰, но если при 10°C потребление кислорода значительно уменьшалось, то при 5°C эффекта не наблюдалось ни у одного вида.

Гилфиллан считает изменения, происходящие при снижении солености, результатом стресса, что, вероятно, справедливо и для других представителей зоопланктона открытого моря, например Calanus. Однако у Acartia tonsa при снижении солености скорость дыхания увеличивалась. При изменении солености с 36 до 33‰ потребление кислорода почти не изменялось, однако при более значительном снижении солености (до 11‰) скорость дыхания увеличивалась приблизительно вдвое по сравнению с исходной. Acartia tonsa — яркий представитель эвригалинных эстуарных копепод. Что касается видов открытого моря, любое понижение солености, вероятно, просто тормозит их физиологические функции.

Свет. Как считает Маршалл [841], солнечный свет смертелен для Calanus и многих других представителей зоопланктона, поэтому большинство опытов по определению потребления кислорода проводится в темноте или при слабом свете. В связи с этим данные о влиянии освещенности на дыхание почти отсутствуют. Яркий свет увеличивал потребление кислорода у Calanus, но экспозиция обычно оказывает на животных неблагоприятное влияние. Коновер [260] показал, что свет почти не влияет на дыхание Acartia tonsa. Есть данные о том, что самцы и самки Pseudocalanus на рассеянном свету поглощали больше кислорода, чем в темноте; это может быть следствием более высокой двигательной активности [275]. Наблюдались скопления Calanus у поверхности, однако влияние света на дыхание не изучено. Образование скоплений может быть также связано с достижением половой зрелости, которая сама по себе может влиять на скорость дыхания. Интересно было бы исследовать реакцию на свет нейстонного зоопланктона, который в тропиках испытывает очень высокую освещенность.

Содержание кислорода. Данных о влиянии пониженных концентраций кислорода на скорость дыхания мало, но содержание кислорода в морской воде существенно колеблется и, что особенно важно, в океанах существуют зоны минимума кислорода, где концентрация кислорода может быть значительно ниже 1 мл O_2/л. Лонгхерст [778] описал плотные скопления зоопланктона к западу от Калифорнийского полуострова, в районе с явно выраженным кислородным минимумом. В верхних высоконасыщенных кислородом слоях существовали разнообразные эпипланктонные формы. Глубже 100—200 м содержание кислорода резко снижалось, и хотя разнообразие зоопланктона здесь ниже, в слоях дефицита кислорода присутствовали плотные скопления зоопланктона. Содержание кислорода могло составлять менее 0,5 мл O_2/л, а в некоторых случаях и 0,2 мл O_2/л, но нет прямых доказательств, что снижение концентрации кислорода сопровождается закономерным уменьшением количества зоо-

планктона. Часть зоопланктона концентрировалась в сравнительно тонких слоях. Планктон частично состоял из видов (например, Euphausia eximia, Pleuromamma abdominalis и рыбы-миктофиды), которые ночью мигрировали к поверхности, достигая слоя, где содержание кислорода составляло примерно 5 мл O_2/л, т. е. переносили десятикратные изменения концентрации кислорода в течение суток [188].

В зоне дефицита кислорода обитали и такие виды зоопланктона, которые не совершают суточных вертикальных миграций. Среди них доминировал Calanus pacificus, значительно меньшую численность имели Rhincalanus nasutus и Eucalanus bungii californicus. Скопления Calanus состояли почти исключительно из особей V копеподитной стадии, и Лонгхерст сравнивает их с зимующими на глубинах на V копеподитной стадии популяциями Calanus finmarchicus в Атлантике. Они могут существовать в глубинных слоях приблизительно 6 мес, но способны быстро использовать цветение водорослей, связанное с прибрежным апвеллингом. Уменьшение скорости обмена копепод при понижении температуры и, возможно, низком содержании кислорода позволяет популяции переносить зиму.

Лонгхерст приводит наблюдения Виноградова и Ворониной, показавших, что в подповерхностных водах Аравийского моря с пониженным содержанием кислорода нет ни зимующих популяций копепод, ни видов, мигрирующих ежедневно из слоев дефицита кислорода к поверхности. В бедных кислородом слоях численность и биомасса зоопланктона заметно снижены. Rhincalanus nasutus и Pleuromamma indica относятся к числу немногих видов, которые переносят очень низкое содержание кислорода — менее 0,15 мл O_2/л. Хак и др. [541] подтвердили высокую численность Pleuromamma indica в бедных кислородом водах у берегов Пакистана. Ваннуччи и Навас [1378] называют также многие виды гидромедуз Индийского океана, которые могут переносить исключительно низкие концентрации кислорода, вплоть до 0,2 мл O_2/л. Опыты Никитина и Мальма показали, что Calanus helgolandicus из Черного моря, не адаптированные предварительно к низкому содержанию кислорода, способны выдерживать концентрации кислорода от 0,5 до 0,2 мл O_2/л. В Черном море они обитают при концентрации кислорода, примерно равной 0,2 мл O_2/л, такова же концентрация кислорода и у Калифорнии.

Хотя Calanus может переносить низкие концентрации кислорода, Маршалл и Орр [845] показали, что при содержании кислорода ниже критического уровня — примерно 3 мл O_2/л (при 15 °С) скорость дыхания животных снижается. Этот эффект менее выражен при более низких температурах и у особей V копеподитной стадии. Таким образом, предположение Лонгхерста, что основная масса животных у Калифорнии относилась к V копеподитной стадии, находит свое подтверждение. Наблюдения Цойтена [1459], в основном над меропланктонными личинами, позволили предположить, что снижение скорости дыхания происходит только при очень значительном уменьшении содержания кислорода, однако Моррисон

[933], изучавший меропланктонных личинок Mercenaria mercenaria, показал явное влияние содержания кислорода на скорость роста. При снижении концентрации кислорода с 4,2 до 2,4 мл O_2/л рост заметно замедлялся, но личинки обычно выживали даже при содержании кислорода, равном 1 мл O_2/л, и продолжали нормально расти, когда их переносили в насыщенную кислородом морскую воду.

Пример более выраженной толерантности к низкому содержанию кислорода приводят Тил и Кэри [1317], которые описали высокую численность зоопланктона вокруг слоя кислородного минимума и над ним у Чили.

Euphausia mucronata была особенно многочисленна под слоем кислородного минимума и обычно совершала вертикальные миграции сквозь слой, в котором концентрация кислорода снижалась почти до нуля. Опыты показали, что, когда эвфаузиид помещали в воду, насыщенную кислородом на 50% (при 20 °С), скорость их дыхания почти не изменялась. Изменения концентрации кислорода оказывали незначительное влияние на скорость дыхания до тех пор, пока содержание кислорода не снижалось почти до нуля. Такое поведение резко отличалось от поведения эвфаузииды Thysanopoda monacantha и декапод Sergestes, Hippolyte и Systellaspis из того же района, скорость дыхания которых резко снижалась, когда содержание кислорода уменьшалось до критического уровня. Однако декаподы могли регулировать потребление кислорода и таким образом поддерживать постоянной скорость дыхания при содержании кислорода примерно 0,4—1,2 мл O_2/л. Ласкер [732] указывает сравнимый с этим нижний предел содержания кислорода для северотихоокеанской эвфаузииды Euphausia pacifica — около 0,7 мл O_2/л.

Чайлдресс [230] в своих исследованиях глубоководного зоопланктона, который у берегов Калифорнии населяет воды с чрезвычайно низким содержанием кислорода, отметил очень низкую скорость обмена у этих животных. Однако пелагический десятиногий рачок Pleuroncodes planipes может обитать от поверхности до глубины приблизительно 300 м, так что содержание кислорода может изменяться от насыщения до приблизительно 0,1 мл O_2/л. Скорость потребления кислорода у Pleuroncodes в насыщенной кислородом морской воде близка к свойственной другим эпипелагическим ракообразным, и интенсивность обмена у этого вида не понижена, как у глубоководных животных. Кетин и Чайлдресс [1084] показали, что при всех температурах Pleuroncodes регулирует скорость своего дыхания в зависимости от парциального давления кислорода, в результате чего скорость его потребления остается постоянной вплоть до очень низкого содержания. Благодаря этому Pleuroncodes может существовать в аэробных условиях даже при очень низком содержании кислорода. По-видимому, потребление кислорода не зависит от гидростатического давления в пределах его обычных изменений (приблизительно до 30 атм, см. ниже).

Копепода Gaussia princeps — один из часто встречающихся в зоне минимума кислорода видов. Зависимость между скоростью дыхания

этой копеподы и температурой уже была описана. Чайлдресс [233] показал, что Gaussia явно неспособна удовлетворять свои метаболические потребности при очень низких концентрациях кислорода (около 0,2 мл O_2/л) в глубинных водах. Опыты, проведенные при температурах от 5,5 до 10°C, показали, что при очень значительном снижении концентрации кислорода (выраженной в единицах парциального давления) изменения потребления кислорода невелики или отсутствуют. Однако критический уровень достигается при парциальном давлении O_2 равном примерно 10 мм рт. ст., ниже которого потребление кислорода у Gaussia заметно уменьшается. Чайлдресс пришел к выводу, что большинство других видов, населяющих зону минимума кислорода, способно регулировать потребление кислорода вплоть до самого низкого уровня, при котором они встречаются (парциальное давление O_2 около 6 мм рт. ст.). Эти виды не могут существовать в анаэробных условиях; при полном отсутствии кислорода они живут менее 30 мин. Напротив, Gaussia способны переносить отсутствие кислорода приблизительно 12 ч. В природных условиях на самых глубоких горизонтах они частично компенсируют анаэробным существованием неспособность регулировать аэробное дыхание, но они также поднимаются ночью на глубины 200—400 м. На горизонтах, где концентрация кислорода значительно выше, хотя различия в температуре невелики, относительно низкое гидростатическое давление оказывает заметное влияние на потребление кислорода. Копеподы дышат аэробно со значительно более высокой скоростью (хотя она все же низка по сравнению со скоростью дыхания эпипланктонных видов), сравнительно активны, питаются и «гасят» кислородный долг, накопленный на глубине. Из-за значительно сниженной интенсивности обмена на глубине при величине Q_{10}, сильнее меняющейся при низкой температуре, анаэробное дыхание должно составлять всего около трети общего дыхания. Таким образом, у копеподы нет необходимости стремиться в насыщенные кислородом поверхностные слои каждую ночь.

Чайлдресс [231] обнаружил у глубоководной мизиды Gnathophausia ingens замечательную способность регулировать потребление кислорода при исключительно низком его содержании. Как и у других представителей глубоководной фауны обедненных кислородом слоев, интенсивность ее обмена очень низка. Скорость дыхания, рассчитанная на единицу массы, снижается с уменьшением содержания кислорода вплоть до аналитического нуля. Точное значение критического уровня установить невозможно, поскольку поглощение кислорода при дыхании зависит, кроме всего, от активности животных. Спустя 30 мин после истощения запаса кислорода животные перестают плавать, хотя активность восстанавливается в насыщенной кислородом воде после пребывания в анаэробных условиях до 6 ч. Однако их способность существовать в анаэробных условиях невелика, и они хорошо себя чувствуют в зоне кислородного минимума (примерно 0,2 мл O_2/л), дыша аэробно, но при этом скорость обмена у них значительно снижена и плавание замедленное. Чайлдресс полагает, что анаэробное дыхание используется в кратковре-

менные периоды всплесков активности животных. Значительная площадь поверхности жабр и способность увеличивать объем прокачиваемой через них воды у Gnathophausia позволяет им дышать при очень низком содержании кислорода.

Изучение большого числа ракообразных, обитающих в промежуточных слоях воды у Калифорнии, показало, что виды регулируют потребление кислорода так, что скорость дыхания остается относительно постоянной в широком диапазоне значений его концентрации [232]. Критическое значение парциального давления кислорода, ниже которого его потребление снижается, было особенно низким у глубоководных видов, обитающих в обедненных кислородом слоях. Чайлдресс указывает, что критическая концентрация близка к содержанию кислорода в окружающей среде, что свидетельствует о доминировании аэробного дыхания и очень ограниченной способности к анаэробному существованию у большинства видов. Исключение составляют Gaussia и Pleuroncodes (табл. 6.17). Амфипода Hyperia galba напоминает Gaussia тем, что не полностью регулирует потребление кислорода при самых низких значениях парциального давления кислорода и, как и Gaussia, обладает значительной способностью к анаэробному дыханию. Белман [113] показал, что встречающийся в обедненных кислородом слоях кальмар Histioteuthis heteropsis также способен регулировать интенсивность своего обмена. Он способен непродолжительное время жить в бескислородных условиях и, очевидно, дышит анаэробно, однако вынужден затем мигрировать вверх, чтобы погасить кислородный долг. Чайлдресс полагает, что, хотя Gaussia отличается от огромного большинства глубоководных животных тем, что совершает заметные вертикальные миграции, Hyperia в своем глубоководном местообитании сравнительно хорошо

Таблица 6.17. Скорости дыхания зоопланктона из северо-западной части Атлантического океана в зависимости от глубины [232]

Глубина, м	Биомасса, мг сырой массы на 1 $м^3$	Скорость дыхания зоопланктона*, мл O_2/(мг·год)	Оценка дыхания зоопланктона (в данном исследовании), мл O_2/(л·год)	Оценка суммарного дыхания (Riley, 1951), мл O_2/(л·год)
200	11	1,40	0,015	0,21
400	5,3	0,46	0,0024	0,050
600	7,5	0,24	0,0018	0,033
800	10,4	0,18	0,0019	0,028
1000	3,9	0,15	0,0006	0,013
1200	2,1	0,14	0,0003	0,005
1400	2,0	0,12	0,0002	0,002

* В данной работе дыхание D рассчитывалось по формуле

$$D = 5{,}77X^{-0{,}564},$$

где X — минимальная глубина обитания, м.

Минимальная глубина обитания принята равной 20 м для глубины 200 м, 100 — для 400, 300 — для 600, 500 — для 800, 700 — для 1000, 800 — для 1200 и 1000 м для 1400 м.

обеспечена пищей, поскольку питается медузами. Недостаток пищи может препятствовать анаэробному дыханию у других обитателей слоев кислородного минимума и у таких животных не только очень низка скорость обмена, но они должны либо совершать вертикальные миграции, либо иметь такую неактивную стадию, как V копеподитная стадия Calanus. Низкое содержание белка у типичных обитателей слоя кислородного минимума наряду с пониженной температурой приводит к уменьшению скорости их обмена, однако определенную роль должны играть и другие неизвестные факторы. Влияние повышенного гидростатического давления на глубоководную фауну, по-видимому, обычно незначительно.

Гидростатическое давление. Опытов по выявлению влияния гидростатического давления на дыхание зоопланктона проведено довольно мало, но на эпипланктонные виды оно, по-видимому, почти не влияет [1084]. Тил и Кэри [1318] изучали влияние изменений давления на восемь видов эвфаузиид из разных районов. Все они, кроме Thysanopoda monacantha, были эпипланктонными. У четырех видов наблюдалось некоторое увеличение интенсивности дыхания с повышением давления, но при температурах, которые животные могут испытывать только на поверхности, где атмосферное давление нормальное. Только у Meganyctiphanes с повышением давления интенсивность дыхания заметно уменьшалась. Обычно изменение давления почти не влияло на эпипланктонных эвфаузиид. Температура, по-видимому, — наиболее существенный фактор для вертикальных миграций. У единственного изученного мезопланктонного вида Thysanopoda monacantha увеличение интенсивности дыхания с повышением давления было заметнее при низких температурах, чем при высоких. Мохлин и Фишер [874] приводят результаты Пирси и Смолла [1030], которые исследовали потребление кислорода эвфаузиидами Thysanoessa spinifera и Euphausia pacifica при меняющемся давлении. В диапазоне давлений 1—50 атм существенных различий между потреблением кислорода не наблюдалось. Мик и Чайлдресс [882] показали, что дыхание немигрирующих мезопелагических рыб, обитающих в зоне кислородного минимума, также не зависело от изменений давления. По их мнению, это относится также к глубоководным формам, беспозвоночным, совершающим вертикальные миграции, и эпипелагическим видам.

Макдональд и др. [795] изучали толерантность зоопланктона к изменениям давления. При высоком давлении (500 атм) активность обычно снижалась, и это могло влиять на потребление кислорода, однако глубоководные виды были обычно менее чувствительными. Опыты с глубоководными остракодами Gigantocypris mulleri показали, что увеличение давления приводило к уменьшению скорости дыхания мелких особей, но почти не отражалось на потреблении кислорода более крупными животными. По мнению Макдональда и др., это объясняется изменением двигательной активности. Часто считают, что увеличение давления почти не влияет на глубоководных животных. У мезопланктонных декапод Systellaspis debilis реакция более выражена. Давление сначала повышали до

150 атм, затем снижали до 50 атм, далее этот цикл повторяли. При каждом повышении гидростатического давления интенсивность дыхания увеличивалась, а при снижении — уменьшалась. Мик и Чайлдресс приводят результаты, полученные Напора на том же виде и показавшие увеличение скорости дыхания при повышении давления. Однако это увеличение скорости обмена компенсируется уменьшением интенсивности дыхания из-за пониженной температуры на больших глубинах, так что скорость дыхания Systellaspis остается относительно постоянной на всем протяжении вертикальной миграции. Тил [1316] обнаружил, что у пяти обитающих в Северной Атлантике видов декапод при изменении давления и температуры скорость обмена остается относительно постоянной: уменьшение скорости дыхания при снижении температуры компенсируется ее увеличением при повышении давления. Он полагает, что в отличие от эвфаузиид эти хищные декаподы поддерживают более высокую скорость обмена, что позволяет им преследовать добычу днем и ночью.

Смит и Тил [1274] проанализировали дыхание четырех видов текосомат. У Diacria trispinosa, Cuvierina columnella и Clio pyramidata скорость дыхания с повышением температуры увеличивалась, причем при низкой температуре значения Q_{10} колебались от 1,7 до 2,2, а при более высокой — несколько понижались. При каждой температуре гидростатическое давление, превышавшее приблизительно 20 атм (для Clio — 75 атм), вызывало увеличение интенсивности потребления кислорода. Таким образом, на обычных глубинах обитания дыхание Diacria и Cuvierina зависело только от температуры; Clio обитал на несколько больших глубинах, но в природных условиях и на его дыхание влияет лишь температура, но не давление. Это совпадает с результатами наблюдений над эпипланктонными эвфаузиидами. Текосомата Limacina helicoides отличается тем, что влияние температуры на дыхание незначительно при низких температурах ($Q_{10} = 1,2$ при 10 °С), а гидростатическое давление почти не влияет на дыхание. Небольшое увеличение скорости дыхания наблюдалось только при давлениях свыше 150 атм и температуре 10 °С. L. helicoides — мезопелагический или батипелагический вид и скорость его обмена, по-видимому, весьма постоянна в большом диапазоне глубин обитания и почти не зависит от температуры среды.

Стадии развития. Дыхание разных стадий развития зоопланктона было изучено на нескольких видах. Возможно, такие факторы, как изменение с возрастом концентрации дыхательных ферментов и рационы некоторых животных, влияют на дыхание, но очевидно лишь то, что с возрастом удельная скорость дыхания (на единицу массы тела) уменьшается, что отражает увеличение размеров тела. Имеются, однако, весьма немногочисленные указания на то, что на некоторых этапах роста изменения скорости обмена более заметны. Например, Маршалл и Орр [848] показали, что если у взрослых самок копепод средняя скорость дыхания составляла примерно 7,6 мкл O_2(экз • сут), то у IV копеподитной стадии эта скорость сни-

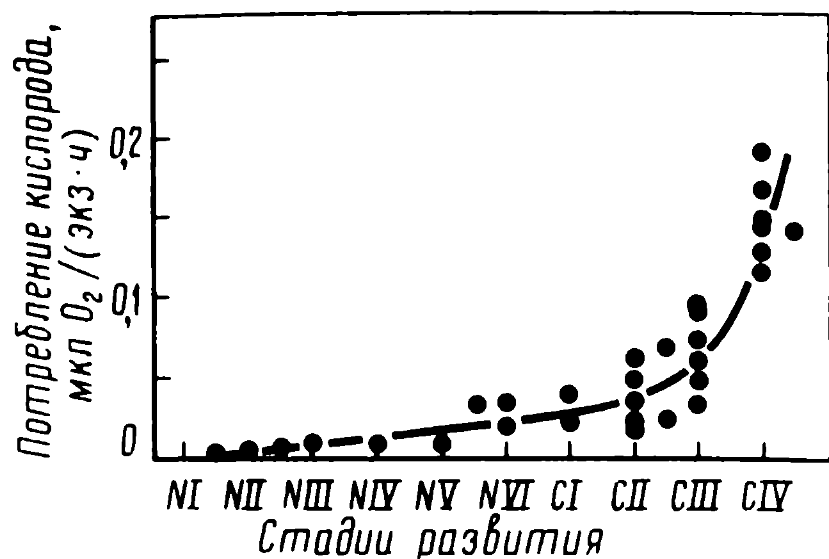


Рис. 6.38. Потребление кислорода ранними стадиями Calanus [848]

жалась до 3,1 мкл O_2/(экз · сут), а у самых младших науплиев до 0,08 и 0,05 мкл O_2/(экз·сут). Однако самое резкое снижение скорости дыхания на одно животное отмечено на III копеподитной стадии (рис. 6.38).

Муллин и Брукс [944] сравнивали дыхание Rhincalanus nasutus и Calanus pacificus и подтвердили ожидаемое повышение потребления кислорода с увеличением размеров (возраста), что можно сравнить с увеличением рациона. Они рассчитали скорость дыхания на единицу массы тела для трех стадий развития и показали ее уменьшение с увеличением размеров тела (табл. 6.18). Интересно отметить, что на каждой стадии скорость дыхания на единицу массы выше у более мелких Calanus. В табл. 6.19 [841] приведены данные Петипа о потреблении кислорода Acartia clausi по стадиям развития и показано заметное увеличение потребления кислорода на единицу массы с уменьшением размеров тела младших стадий.

Основная цель исследований скоростей дыхания зоопланктона — расчет энергетических потребностей животных. Хотя в ранней работе Пюттера были получены довольно высокие значения в основном для небольших смешанных популяций копепод, в большинстве последующих работ по дыханию получены значительно более низкие величины потребностей. Так, опыты Маршалл и Орра [848] с Calanus показали, что потребный суточный рацион самок составляет 3,9% массы тела (по жирам) или 7,2% (по белкам или углеводам) летом при 10 °С и 2,8—6,7% зимой при 10 °С. Икеда [627] рассчитал, что суточная потребность V копеподитной стадии Calanus cristatus в пище составляет 7% массы ее тела. Энергетические потребности оцениваются по количеству потребленного кислорода:

$$\text{мг } O_2 \text{ в единицу времени} \times \frac{12}{32} \times \text{ДК} = \text{мг С на единицу времени}$$

или

$$\text{мл } O_2 \text{ (н.т.д.*) в единицу времени} \times \frac{12}{22,4} \times \text{ДК} = \text{мг С на единицу времени.}$$

Величина дыхательного коэффициента ДК, как правило, неизвестна и принимается рав-

Таблица 6.18. Скорость дыхания двух видов копепод, рассчитанная на единицу массы тела [944]*

Стадия	Скорость дыхания, мг С/мг массы тела в сутки	
	Rhincalanus	Calanus
IV	0,026	0,095
V	0,025	0,060
VI, самки	0,017	0,037

* Культуры содержали на Thalassiosira.

* н. т. д. — нормальные температура и давление. — *Прим. ред.*

Таблица 6.19. Потребление кислорода младшими стадиями Acartia clausi и Calanus finmarchicus [841]

Вид	Стадия	Число экземпляров	Сухая масса, мкг		Температура, °С	Продолжительность опыта, ч	Потребление кислорода				Местоположение	Источник
			диапазон	среднее			мкл/(экз · сут)		мкл/мг сухой массы в сутки			
							диапазон	сред.	диапазон	сред.		
Acartia clausi, крупные	Самки и самцы	212	4,3—10,2	8,8	15—26	В основном 24	0,9—3,4	1,61	126—525	214	Черное море	[1046]
	Самки	45	4,3—5,9	5,0	23—25	7—24	0,4—2,7	1,28	89—595	267		
	Самцы	28	2,6—5,4	4,6	7—24	8—24	1,2—4,6	2,87	211—1295	753		
A. clausi, мелкие	Самки	95	1,4—1,9	1,7	20—26	16—24	0,3—2,0	0,91	153—1770	632		
	Самцы	63	1,4—1,6	1,5	24—26	24	0,7—1,4	0,98	483—950	676		
A. clausi, молодь	V коп.	13		1,8	24—26	24		2,02		1050		
	IV (+III и V) коп.	16		1,0	25	15		0,34		336		
	IV и V коп.	16		1,5	24—26	24		1,51		1008		
	III коп.	44		0,6	25—26	15—24	0,3—1,0	0,67		1108		
	II коп.	24		0,3	24	24		0,24		800		
	I и II коп.	25		0,6	25	17		0,27		446		
	V и VI наупл.	24		0,1	24	24		0,10		1056		
Calanus finmarchicus	Самки	386 (июнь — март)		(176)	10	48	6,0—13,9	7,6		(43)	Ферт-оф-Клайд	[848]
		191 (апрель — май)		(242)	10	48	10,3—17,8	15,1		(62)		
	Самцы	213		(203)	10	48	6,8—12,4	10,4		(27)		
	V коп.	519		(240)	10	48	2,4—9,3	5,5		(23)		
	IV коп.	73			10	19—48	1,4—4,0	3,1				
	III коп.	70			10	19—48	0,9—1,9	1,4				
	II коп.	36			10	19—48	0,5—1,3	0,9				
	I коп.	4			10	19—48	0,3—0,9	0,6				
	VI наупл.	4			10	19—48	0,7—0,8					
	V наупл.	2			10	19—48	0,2—1,9					
	IV наупл.	4			10	19—48	0,2—0,8					
	III наупл.	28			10	19—48	0,19	0,19				
	II и III наупл.	874			10	19—48	0,07—0,09	0,08				
	I и II наупл.	720			10	19—48	0,05	0,05				

Сухая масса Acartia, по данным Петипа, принята равной 16% сырой. Сухая масса Calanus в скобках рассчитана как среднее из 112 проб.

Таблица 6.20. Дыхание и пищевые потребности самок копепод [851]

Вид	Размер, мм	Число экземпляров	Месяц	Температура, °С	Скорость дыхания		Необходимый суточный рацион, мг		Источник
					мкл O_2/(экз · сут)	мкл O_2/(мг сухой массы · сут)	углеводы	жиры	
Bathycalanus sp.	13	1	VIII	5,1	163,4	9,1	217,3	80,5	[262]
Calanus hyperboreus	(5,5—6)	6	VIII	Ниже 10	25,0	5,8	33,3	12,3	[262]
Pareuchaeta	5,1	11	VIII	Ниже 10	49,5	12,8	65,9	24,4	[262]
P. norvegica		10	IX	17	114,8		152,7	56,6	[1103]
Rhincalanus nasutus	4,2—4,7	6	IV	6,5	14,4	14,9	19,2	7,1	[262]
Euchirella rostrata	2,9—3,1	9	IV	6,5	25,5	29,0	33,9	12,6	[262]
Pleuromamma robusta	(2,7)	6	VIII	8	17,3	60,4	23,0	8,5	[262]
Calanus		19	VIII	7,5	9,1	42,4	12,1	4,5	[262]
C. finmarchicus		75	VIII—IX	10	12	—	16,0	5,9	[244]
	2,3—2,8	783	I—XI	10	2,7—17,7	—	3,6—23,6	1,3—8,7	[848]
C. helgolandicus	2,6	192	X—IV	10	4,6—11,5	—	6,1—15,3	2,3—5,7	[848]
Calanus (? f. или h.)	2,5		VIII—IX	17	20,6	—	27,4	10,2	[1103]
Metridia lucens	1,8	76	IV—VI	10	4,7—7,1	—	6,3—9,5	2,3—3,5	Маршалл и Орр, неопубликованные данные
Centropages	0,7—1,5	269	IV—VII	10	1,7—3,4	—	2,3—4,5	0,8—1,7	То же
C. hamatus	1,1	17	IX	17	3,0	—	4,0	1,5	[1103]
	1,0	Много	V—VI	20	2,2—3,0	142—155	2,9—4,0	1,1—1,5	[261]
C. typicus	1,3	209	IX	17	4,3—6,9	—	5,7—9,2	2,1—3,4	[1103]
Temora longicornis	0,5—1,3	468	III—VII	10	1,0—2,5	—	1,3—3,3	0,5—1,2	Маршалл и Орр, неопубликованные данные

	0,7	137	V—IX	10	0,2—1,2	—	0,3—1,6	0,1—0,6	Бермс, неопубликованные данные
	0,8—1,1	Много	II—VI	20	2,4—4,7	190—328	3,2—6,3	1,2—2,3	[261]
Pseudocalanus	0,8—1,4	387	III—VI	10	0,7—2,2		1,0—2,9	0,4—1,1	Маршалл и Орр, неопубликованные данные
P. minutus	0,8—0,9	Много	I—III	20	1,3—1,9	196—257	1,7—2,5	0,6—0,9	[261]
Acartia clausi	0,7—0,8	523	I—VII	5,6	0,2—0,7	43—96	0,3—0,9	0,1—0,3	[261]
	0,8—1,3	326	III—V	10	0,8—1,4		1,1—1,9	0,4—0,7	Маршалл и Орр, неопубликованные данные
	0,8—1,0	Много	I—XII	20	0,7—2,2	138—304	0,9—2,9	0,3—1,1	[261]
A. tonsa	0,9—1,1	»	I—XII	20	1,1—2,6	181—318	1,5—3,5	0,5—1,3	[261]
A. bifilosa	0,8—0,9	»	II—V	20	1,5—2,8	319—394	2,0—3,7	0,7—1,4	[261]
A. discaudata	0,7—0,8	»	XI—III	20	0,8—1,6	207—436	1,1—2,1	0,4—0,8	[261]
Eurytemora herdmani	0,9	248	IV—V	15	2,1	—	2,8	1,0	[1097]
Oithona similis	0,5—0,7	157	V—VII	10	0,2—0,8	—	0,3—1,1	0,1—0,4	Маршалл и Орр, неопубликованные данные

Размеры в скобках взяты из работы Сарса [1222].

Таблица 6.21. Скорости дыхания и теоретические количества метаболизированных липидов для пяти видов копепод и одного вида эвфаузиид [279]

Вид	Сухая масса тела, мг	Интенсивность потребления кислорода, мкл O_2/мг сухой массы в сутки	Использованное за сутки количество липидов, %
Acartia clausi	0,0045	69	57,5
Metridia longa	0,25	35	10,5
Calanus finmarchicus	0,40	25	4,9
C. hyperboreus	2,30	12,5	1,7
Euchaeta norvegica	3,0	17,5	2,8
Euphausia pacifica	5,4	35	17,4

ной от 0,7 (жиры) до 1,0 (углеводы). Имеется обширная литература о рассчитанных величинах стандартного обмена зоопланктона. В табл. 6.20 приведены некоторые полученные ранее данные о дыхании копепод в условиях стандартного обмена, из которых видно снижение интенсивности дыхания при уменьшении размеров тел копепод. Однако, если скорость дыхания соотнесена с массой тела копеподы и рассчитана в виде процентного соотношения, очевидны более высокие энергетические потребности мелких видов. В табл. 6.21 эта закономерность проиллюстрирована на примере пяти видов копепод. Аналогично для младших стадий развития характерны обычно более высокие суточные энергетические потребности на единицу массы тела. Коркетт и Макларен оценили эти величины для самок и науплиев Pseudocalanus (масса тела которых различается в среднем в 10 раз) в 7 и 12%. Однако у разных стадий развития животных различия могут быть более значительными (см. ниже). Некоторые приведенные Петипа [1046] значения суточных энергетических потребностей Acartia могут показаться исключительно высокими, однако они частично обусловлены довольно высокой температурой среды, при которой эти копеподы обитают.

ГЛАВА 7
МЕТАБОЛИЗМ И БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭКСКРЕЦИЯ У ЗООПЛАНКТОНА

Информация о составе пищи и скорости ее потребления зоопланктоном наряду с данными о потреблении кислорода позволяет определить количество пищи, необходимое виду для удовлетворения его метаболических потребностей. Однако при выполнении таких расчетов необходимо учитывать характер используемой пищи. Рассмотрим пути обмена веществ у зоопланктона и различия в используемых субстратах.

Большинство ранее выполненных работ по изучению метаболизма зоопланктона касалось экскреции фосфор- и азотсодержащих продуктов обмена, хотя интерпретация результатов этих экспериментов затруднялась неадекватностью знаний об относительном питательном статусе (полный биохимический состав) изучаемых животных. Эти ранние исследования показали, что круговорот фосфора происходит достаточно быстро. Так, Гардинер [463] обнаружил, что планктонные животные могут всего за несколько часов выделить значительное количество фосфата. Позднее Коновер и др. [269] и Кушинг показали, что при активном питании зоопланктона в круговорот вовлечено значительное количество растворенного фосфора. Харрис [554] обратил внимание на значительный круговорот фосфора у копепод, например Acartia. Эти копеподы выделяли за сутки примерно 12 мкг фосфора на 1 мг сухой массы, что составляет приблизительно 150% суточного содержания фосфора в теле [279]. У других зоопланктонных организмов количество экскретируемого фосфора также может быть достаточно высоким. Например, хетогната Sagitta hispida выделяет за сутки примерно 40% общего содержания фосфора в теле. Померой и др. [1061] считают, что тепловодный зоопланктон выделяет за сутки примерно 100% общего фосфора, содержащегося в теле. Количество фосфора, экскретируемого планктонными животными, может частично зависеть от размера тела. Так, мелкая инфузория Euplotes выделяет количество фосфора, эквивалентное его общему содержанию в теле, за 30 мин, а более крупный Calanus finmarchicus — примерно за 20 ч [279].

В настоящее время общепризнано, что не весь выделяемый зоопланктоном фосфор в полном смысле слова экскретируется, поскольку не весь этот фосфор включается в ткани. Фосфор, выделяемый в виде фосфата или органических соединений, которые легко гидролизуются фосфатазами, и даже в виде более стабильных органических соединений, может высвобождаться при прохождении пищи по пищеварительному тракту и, таким образом, происхо-

дить из еще не ассимилированной пищи. Под истинной экскрецией понимается выведение продуктов только в результате обмена веществ. Значительная часть фосфора, выделяемого зоопланктоном, может происходить из неметаболических источников. Так, Йоханнес [654] различает истинно экскретированный и просто высвобожденный фосфор и указывает, что для выделения планктонным животным количества фосфора, эквивалентного его общему содержанию в теле, требуется значительно меньше времени при расчете на экологической основе (т. е. с учетом всего фосфора независимо от его источника), чем на физиологической (т. е. с учетом только экскреции метаболизированного фосфора).

Однако нет сомнения в том, что содержащийся во многих планктонных организмах фосфор исключительно лабилен. Ранние исследования Маршалл и Орра [845] с использованием ^{32}P показали, что значительное количество потребленного фосфора относительно быстро переходит в ткани тела. Например, у самок значительная его часть переходит в яичники, а у активно размножающихся самок — в яйца. У копеподитов V стадии много фосфора накапливается в жире. В отличие от самок у самцов в репродуктивную систему переходит весьма незначительное количество фосфора, однако в жир его поступает достаточно много и несколько больше — в мускулатуру. Позднее Маршалл и Орр [850] вместе с Коновером попытались исследовать стабильность фосфора у Calanus, используя ^{32}P в течение разных периодов времени. Для установления равновесия необходимо кормить животных меченым фосфором (период полувыведения 14 сут) по крайней мере неделю, после чего полный круговорот фосфора тела происходит примерно за 20 сут. Видимо, это и есть скорость истинной метаболической экскреции. У питающихся копепод фосфор экскретируется быстрее, чем у голодающих, однако голодающие Calanus могут без видимого ущерба потерять очень большую часть (до 55% или больше) общего фосфора тела. У самки Calanus большая часть (до 70%) ассимилированного из пищи фосфора может за неделю перейти в яйца.

Коновер предположил, что в теле копепод содержатся два пула фосфорсодержащих веществ: лабильный пул с периодом полувыведения менее суток и стабильный пул с периодом полувыведения 13—14 сут. На долю стабильного пула должно приходиться по крайней мере 94% общего фосфора. На данном этапе лабильный пул идентифицировать невозможно, поскольку фосфор присутствует во многих эндогенных соединениях тела, например фосфолипидах, фосфопротеинах, сахар-фосфатах и нуклеотидах.

Хотя приведенные выше высокие скорости экскреции фосфора были искусственно завышены в результате учета неметаболизированного фосфора, метаболическая активность зоопланктона, несомннно, довольно высока. Харгрейв и Джин [553] исследовали экскрецию фосфора у зоопланктона (в основном Temora и Pseudocalanus) из изолированной лагуны в Новой Шотландии. Оказалось, что примерно 2/3 растворенного фосфора, экскретируемого взрослыми Pseudocalanus и копеподитами V стадии, находилось в форме органи-

ческих соединений. Опыты со смесью копеподитов Temora и Pseudocalanus в фильтрованной и природной морской воде показали, что при содержании в нефильтрованной воде рачки выделяли значительно больше растворенного неорганического фосфора (вероятно, фосфата). При содержании Pseudocalanus в воде, пропущенной через фильтр с порами диаметром 3—5 мкм, выделение растворенного органического и неорганического фосфора также уменьшалось. Вероятно, отсутствие пищи в фильтрованной воде уменьшает экскрецию, хотя интерпретация результатов опытов затрудняется образованием фекальных комочков. Однако, как установил Харгрейв в опытах с голодающими копеподами, ежесуточно может быть экскретировано 7,7% общего фосфора тела.

Мелкий зоопланктон, в основном Pseudocalanus, в фильтрованной морской воде выделяет 0,77 мкг Р/мг сухой массы в сутки, что эквивалентно приблизительно 11% общего содержания фосфора в теле рачков [205]. Коркетт и Макларен [275] указывают, что, помимо артефактов эксперимента, которые могут быть обусловлены скученностью животных и длительностью опыта, к наиболее важным факторам, влияющим на экскрецию фосфора у копепод, относятся питание, температура и размеры рачков. Батлер с сотрудниками [205] исследовал Р и N у Calanus, взятых из моря и помещенных в фильтрованную через миллипоровый фильтр морскую воду, так что выщелачивание биогенных веществ из фекальных комочков и потребление биогенов из водорослей были исключены. Рачков быстро рассортировывали, а продолжительность опыта ограничили 4 ч, в результате период голодания был коротким. На этом основании исследователи посчитали, что скорость экскреции у этих копепод не отличалась от естественной при питании в море. Поскольку в течение эксперимента дефекация отсутствовала, весь выделенный фосфат можно было считать истинно метаболизированным.

В апреле 1978 г., когда фитопланктонной пищи было много, самки и копеподиты V стадии Calanus теряли соответственно примерно 20 и 27% общего фосфора тела в сутки, самцы — всего 15%. Летом скорость экскреции снизилась, а в конце октября, когда фитопланктона стало мало, суточные потери фосфора составляли у самок 10%, у копеподитов V стадии — 7% общего содержания фосфора в теле.

Проведенные позднее более длительные исследования [206] показали, что экскреция фосфора, выраженная в микрограммах на миллиграмм сухой массы в сутки или в процентах общего содержания фосфора в теле, подвержена сезонным изменениям, которые повторяют колебания количества растительной пищи, представленного в виде концентрации хлорофилла *а*. Максимум экскреции отмечен весной (апрель), летом скорость экскреции снижается, в августе — сентябре зарегистрирован второй максимум, после которого происходит спад до минимальных значений в январе — феврале. Сезонные максимумы обилия пищи, по-видимому, стимулируют высокую скорость экскреции у Calanus. Зимой, когда природного корма мало, скорость экскреции у только что пойманных или голодающих

животных низкая. Весной свежепойманные Calanus выделяли фосфат значительно быстрее, чем голодающие рачки. Хотя температура опытов изменялась от 6 до 18 °С в зависимости от температуры в море, Q_{10} для экскреции в этом диапазоне температур был почти равен 2. Летом бóльшая часть (примерно 80%) экскретированного фосфора выделялась в форме фосфата (и у голодавших, и у питавшихся рачков), однако во время весеннего цветения диатомей очень значительная доля фосфора (более 70%) экскретировалась в органической форме.

Высокая интенсивность обмена у зоопланктона (в основном Calanus), установленная по результатам исследований экскреции фосфора, в целом подтверждается и по итогам изучения экскреции азота. Харрис [554] одним из первых провел опыты по изучению экскреции азота зоопланктоном (преимущественно Acartia) из пролива Лонг-Айленд. Средняя скорость экскреции (в основном аммиака) составляла 36,4 мкг N/мг сухой массы в сутки. Если эту величину сложить с количеством азота, необходимого для роста, общая суммарная потребность в азоте явно превысит ту, которая может быть получена из пищи. Суточная экскреция азота составляла примерно 45% общего содержания белков в теле; у Acartia на 1 мг сухой массы приходится 89 мкг азота, из которых около 90% — белки.

Уэбб и Йоханнес [1405] также исследовали экскрецию азота различными группами зоопланктона, включая микрозоопланктон. Хотя полученные ими значения (2,4—30 мкг N/мг сухой массы в сутки) оказались ниже, чем у Харриса, они все же относительно высоки. По данным Бирса [105], Sagitta hispida экскретирует примерно 12,6 мкг N/мг сухой массы в сутки, что примерно соответствует 14,5% общего содержания азота в теле; сходную величину [16 мкг N/(мг • сут)] получили для этого вида Рив и др. [1135]. При более детальном исследовании экскреции азота у Calanus [281, 279] обнаружилось, что самки Calanus, которых содержали при той же температуре и рационе, что и Acartia, в опытах Харриса, выделяли около 10—16 мкг N/мг сухой массы в сутки, т. е. значительно меньше, чем Acartia. Ранние наблюдения позволяли предполагать, что скорость экскреции зависит от температуры и, возможно, от рациона. Эксперименты Корнера и др. подтвердили, что выделение азота зависит от количества и качества пищи, температуры и размера тела. При повышении температуры от 5 до 15 °С скорость экскреции азота у Calanus почти удваивалась, хотя при увеличении температуры еще на 10 °С (т. е. до 25 °С) скорость возрастала лишь незначительно. Батлер и др. [206] исследовали влияние температуры в диапазоне 6—19 °С на экскрецию азота у Calanus, Q_{10} составил приблизительно 2.

Основной фактор, определяющий скорость экскреции азота, размер тела. Корнер и др. обнаружили, что при постоянной температуре взрослые самки Calanus выделяют примерно 10 мкг N/мг сухой массы в сутки; менее крупные копеподиты (V стадия) теряют относительно меньше (7 мкг/(мг·сут), что может отражать не-

сколько меньшую интенсивность обмена; однако смеси ранних копеподитов (II—IV стадии) экскретировали 21 мкг N/(мг·сут), а ранние копеподиты и науплии теряли еще больше — 39 мкг N/(мг·сут). Последняя величина сравнима со скоростью экскреции у мелких Acartia. Корнер и Дейвис [280] рассчитали по данным Харриса скорость экскреции у Acartia, которая составила 43 мкг N/сут (эквивалентно 48% общего азота тела), что примерно соответствует скорости экскреции ранних стадий Calanus. Корнер считал, что количество экскретированного азота на единицу массы тела снижается примерно вдвое при 4—5-кратном увеличении размеров (массы).

Коркет и Макларен [275] сообщили об экспериментах Христиансена, в которых он изучал экскрецию азота у Pseudocalanus из лагуны в Новой Шотландии. Они подчеркнули сложность интерпретации результатов экспериментов, в которых питавшиеся копеподы выделяли фекальные комочки, а животные испытывали действие скученности и продолжительности опыта. Например, в эксперименте со смесью копеподитов в нефильтрованной воде скорость экскреции спустя 2 ч после начала опыта была в 5 раз выше, чем через 14 ч. Коркет и Макларен объясняют уменьшение скорости экскреции истощением запасов пищи. Христиансен показал, что при увеличении концентрации пищи от 39 до 93 мкг N/л скорость экскреции у копеподитов V стадии Pseudocalanus возрастала с 0,046 до 0,068 мгк NH_3—N/(экз·ч).

Христиансен подтвердил также важность размера животного. Для некоторых видов копепод и отдельных стадий развития Pseudocalanus удельная скорость экскреции уменьшается при увеличении размеров, так же как и скорость дыхания (рис. 7.1). Хотя Коркетт и Макларен считают, что скорости экскреции у науплиев завышены и приводят более низкую величину, рассчитанную по выведенному Икедой уравнению зависимости скорости экскреции от размера тела, влияние размера на величину экскреции четко проявляется как на внутри-, так и на межвидовом уровнях.

По данным Христиансена, повышение температуры оказывает значительно менее заметное влияние на скорость экскреции смесей Pseudocalanus и Temora (Q_{10} = 1,37), чем на Calanus. Дефицит кислорода и пониженная соленость вызывают отчетливое увеличение скорости экскреции. У Acartia tonsa, напротив, скорость экскреции при понижении солености почти не меняется, а Pseudocalanus способны акклиматизироваться в воде пониженной солености и с уменьшенным содержанием кислорода. Коркетт и Макларен рассчитали, что непитающиеся взрослые Pseudocala-

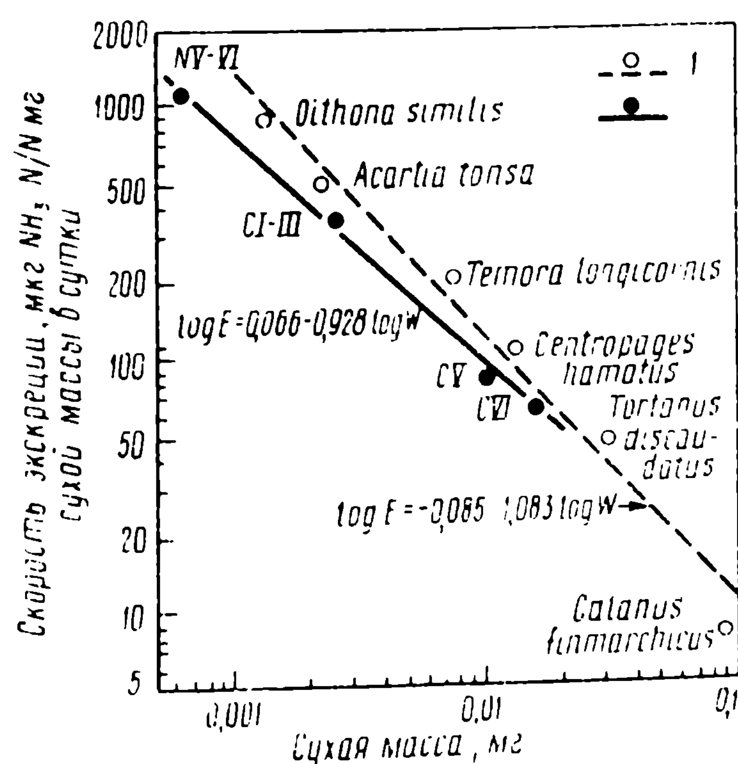


Рис. 7.1. Удельная скорость экскреции у взрослых особей разных видов копепод (*1*) и различных стадий Pseudocalanus (*2*) [275]

Таблица 7.1. Зависимость между экскрецией азота и размером тела

Вид	Величина экскреции, % суммарного содержания азота в теле в сутки
Acartia	40
Calanus (науплии и молодые копеподиты)	38
» копеподиты II—IV	20
» » VI (самки)	8
Euphasia pacifica	2
Neomysis rayii	2,5
Neomysis integer	9

nus должны экскретировать за сутки около 5% общего азота тела. По данным Тагути и Исии [1307], скорости экскреции азота и фосфора (по сухой массе) у Calanus cristatus и Calanus plumchrus несколько ниже, чем у более неритических видов зоопланктона. Скорость экскреции у C. plumchrus выше, чем у C. cristatus, что, вероятно, обусловлено различиями в размерах тела*.

Хотя экскреция изучается наиболее интенсивно у копепод, Джавед [639] исследовал экскрецию у мизиды Neomysis rayii и эвфаузииды Euphausia pacifica. Скорости экскреции у этих двух видов составили соответственно 3,0 и 2,5 мкг·N/(мг·сут). Исследования проводились при 10°С. По приблизительным расчетам, эти виды теряют соответственно около 2,5 и 2,1% общего азота тела в сутки. По данным Икеды [628], скорость экскреции у этих видов равна примерно 5,3 мкг/(мг·сут). Фергюсон [402] изучала экскрецию азота у Neomysis integer при температуре 15°С и солености 25°/00 в условиях, близких к природным, вблизи Саутгемптона и выявила сезонную вариабельность скорости экскреции. Так, в феврале — марте она была равна примерно 11 мкг N/мг сухой массы в сутки, а в сентябре — октябре снизилась более чем в 2 раза. Однако в феврале — марте скорость экскреции достигала 10% общего содержания азота тела в сутки, т. е. была значительно выше, чем у Neomysis rayii, хотя и ниже, чем у некоторых мелких копепод. В табл. 7.1 приведена зависимость между потерями азота при экскреции и размером животных. Из таблицы видно, что с увеличением размеров потери уменьшаются даже при сравнении ракообразных из разных таксономических групп.

Данные Мэзо [877] подтверждают зависимость скорости экскреции азота от размеров рачков. Скорость экскреции двух крупных планктонных ракообразных — Meganyctiphanes и Phronima — составляла 8,0 и 5,5 мкг N/мг сухой массы в сутки по сравнению с приблизительно 52 и 51 мкг N/мг сухой массы в сутки у двух более мелких планктонных животных — Acartia и Sagitta setosa. В других экспериментах по экскреции азота Мэзо и Далло [879] исследовали влияние температуры на Phronima. Значительная часть экскретируемого азота выделяется в органической форме, однако при повышении температуры с 5 до 19 °С скорость экскреции, как и ожидалось, увеличивалась. Количество общего экскретированного азота возрастало

* C. cristatus вдвое крупнее C. plumchrus. — *Прим. ред.*

с 5,1 до 12,5 мкг N/мг сухой массы в сутки, а экскретируемого аммиака — с 2,4 до 9,6 мкг N/мг сухой массы в сутки. Q_{10} и для скорости дыхания, и для скорости экскреции был выше при более низких температурах (5—10,5°С), чем в диапазоне 10,5—19,5°С. У Sagitta setosa, которая также теряла значительную часть органического азота, скорость экскреции общего азота возрастала при повышении температуры от 15 до 20°С с 5,6 до 8,4 мкг N/(экз · сут), однако в расчете на единицу сухой массы она в 4—5 раз превышала скорость экскреции у неритического вида Sagitta hispida [105, 1135]. Неясно, связано ли увеличение скорости потерь и количество теряемого органического азота с предшествующим голоданием. Скорость потребления кислорода была очень низкой.

Представляет интерес зависимость между размером животного и потерями азота при голодании. Корнер и др. [280] обнаружили, что потери азота у Calanus в результате голодания могут составлять 2—4% общего азота тела в сутки. Опыты Мэзо показали, что если у двух крупных зоопланктонных форм — Meganyctiphanes и Phronima потери в результате голодания были незначительными (8% общего содержания белка в сутки), то мелкие виды (Acartia) при голодании ежесуточно теряют 68% общего белка тела (табл. 7.2). Однако, как подчеркнул Икеда [629], эксперименты по экскреции связаны с определенными сложностями, которые могут влиять на интерпретацию результатов. В своей работе по влиянию питания и голодания на дыхание у некоторых видов зоопланктона в водах Британской Колумбии Икеда приводит данные по скоростям экскреции. Хотя в течение первых дней эксперимента скорости экскреции фосфора и азота у фитофагов уменьшались, скорость экскреции у питавшихся животных была выше, чем у голодавших. У питавшегося Calanus plumchrus спустя примерно две недели после начала эксперимента скорость экскреции азота восстанавливалась. Скорость экскреции фосфора у питавшихся животных после первых дней эксперимента была относительно постоянной, в то время как у голодавших C. plumchrus экскрецию фосфора через 12 сут после начала эксперимента уже невозможно было измерить. У голодавших Paracalanus скорости экскреции обоих элементов уменьшались быстрее, чем у Calanus. У питавшихся Paracalanus скорости экскреции были значительно выше, чем у голодавших.

Продолжительность выживания Euphausia также увеличивалась, хотя и не в такой степени, как Calanus. Количество экскретируемого фосфора у голодающих животных снижалось, однако рассеяние данных по экскреции азота очень значительно и уменьшение скорости экскреции у голодающих животных не очевидно. У питавшегося хищника Pleurobrachia скорость экскреции азота и фос-

Таблица 7.2. Зависимость между размером животного и потерями белка при голодании [877]

Вид	Потери белка, % содержания белка в теле в сутки
Meganyctiphanes	8
Phronima	8
Acartia	68

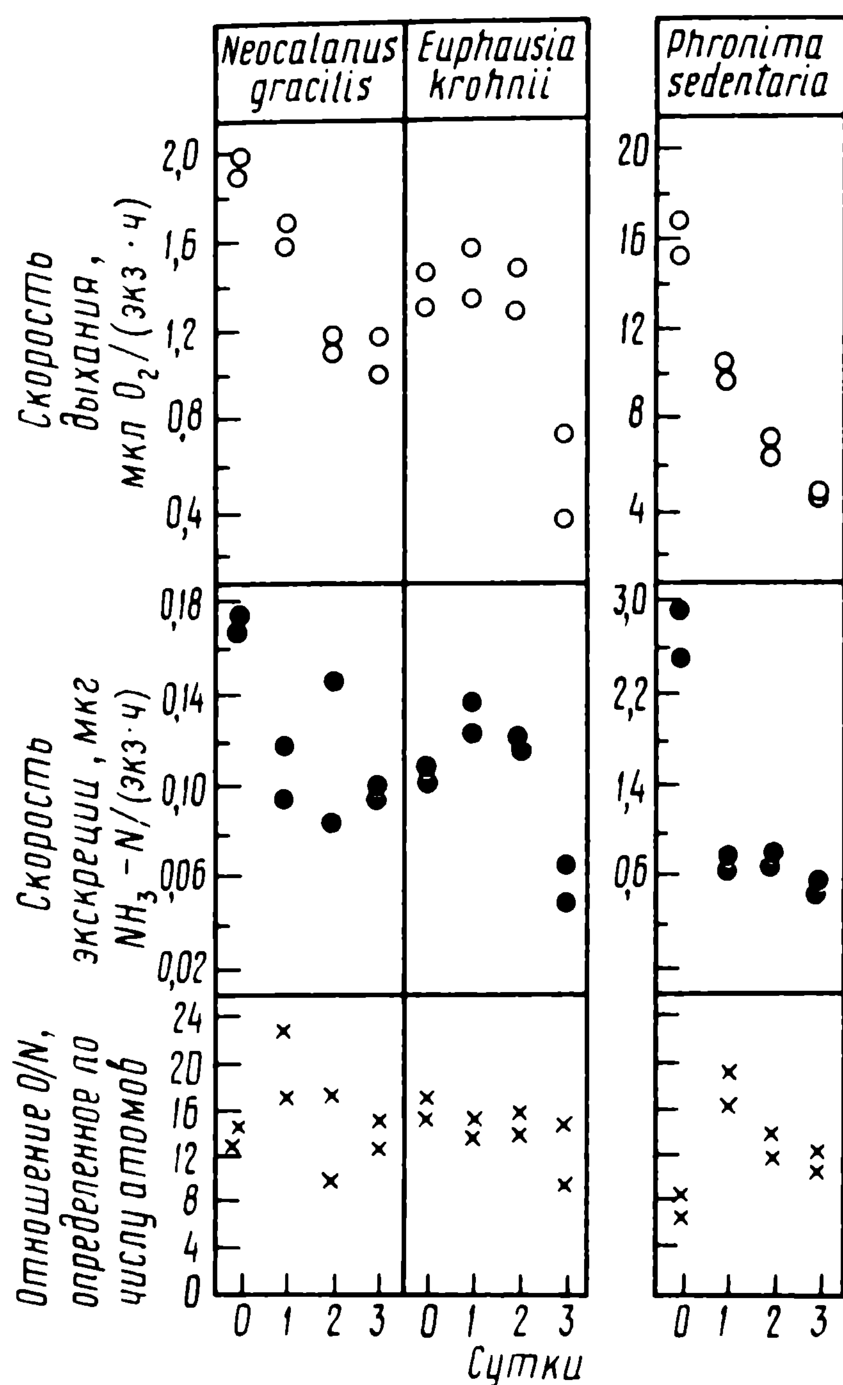


Рис. 7.2. **Изменения скоростей дыхания, экскреции аммиака и отношения O/N у зоопланктона, содержавшегося в лабораторных условиях при 19,7°С [628]**

фора явно увеличивалась, а при голодании уменьшалась. Икеда считает, что различия в скоростях экскреции у других животных нельзя объяснять исключительно влиянием питания или голодания, хотя значение этих факторов очень велико. Поимка и манипуляции с животными, особенно повторные опыты, практикуемые Икедой, которые вызывают физиологический стресс, оказывают на экскрецию более сложное воздействие, чем на дыхание. Еще один важный фактор — переход с одного субстрата на другой, когда животных извлекают из природной среды и содержат в лабораторных условиях.

Данных по экскреции азота зоопланктоном относительно немного. Вероятно, наиболее подробные исследования экскреции аммиака выполнены Икедой [628], они включали 81 вид, в том числе семь таксонов, не относящихся к ракообразным, и семь видов планктонных ракообразных из бореальных, умеренных, субтропических и тропических вод. Как и в случае с потреблением кислорода, данные по экскреции аммиака весьма изменчивы и в целом характеризуются снижением скоростей при длительном содержании животных в лабораторных условиях (рис. 7.2). Для стандартизации результатов пойманных животных до опытов содержали в течение суток при температуре, близкой к естественной. Тем не менее Икеда [629] высказал ряд критических замечаний по поводу специфических особенностей лабораторных экспериментов по экскреции.

Корреляция между размером (массой) тела и скоростью экскреции, как и следовало ожидать, была высокой, хотя Икеда проводил опыты на значительном числе видов. Для каждого значения температуры среды (местообитания) была рассчитана скорость экскреции по той же формуле, что и для потребления кислорода ($\log E = b \log W + \log a$) (табл. 7.3). Температура влияла на зависимость между скоростью экскреции аммиачного азота и массой тела так же, как и на дыхание. Удельная скорость экскреции аммиачного азота возрастала при снижении массы и повышении температуры (см. табл. 7.3 и рис. 7.3). Относительно дыхания Икеда отмечал, что эвфаузииды, бокоплавы и личинки рыб относятся к группе с интен-

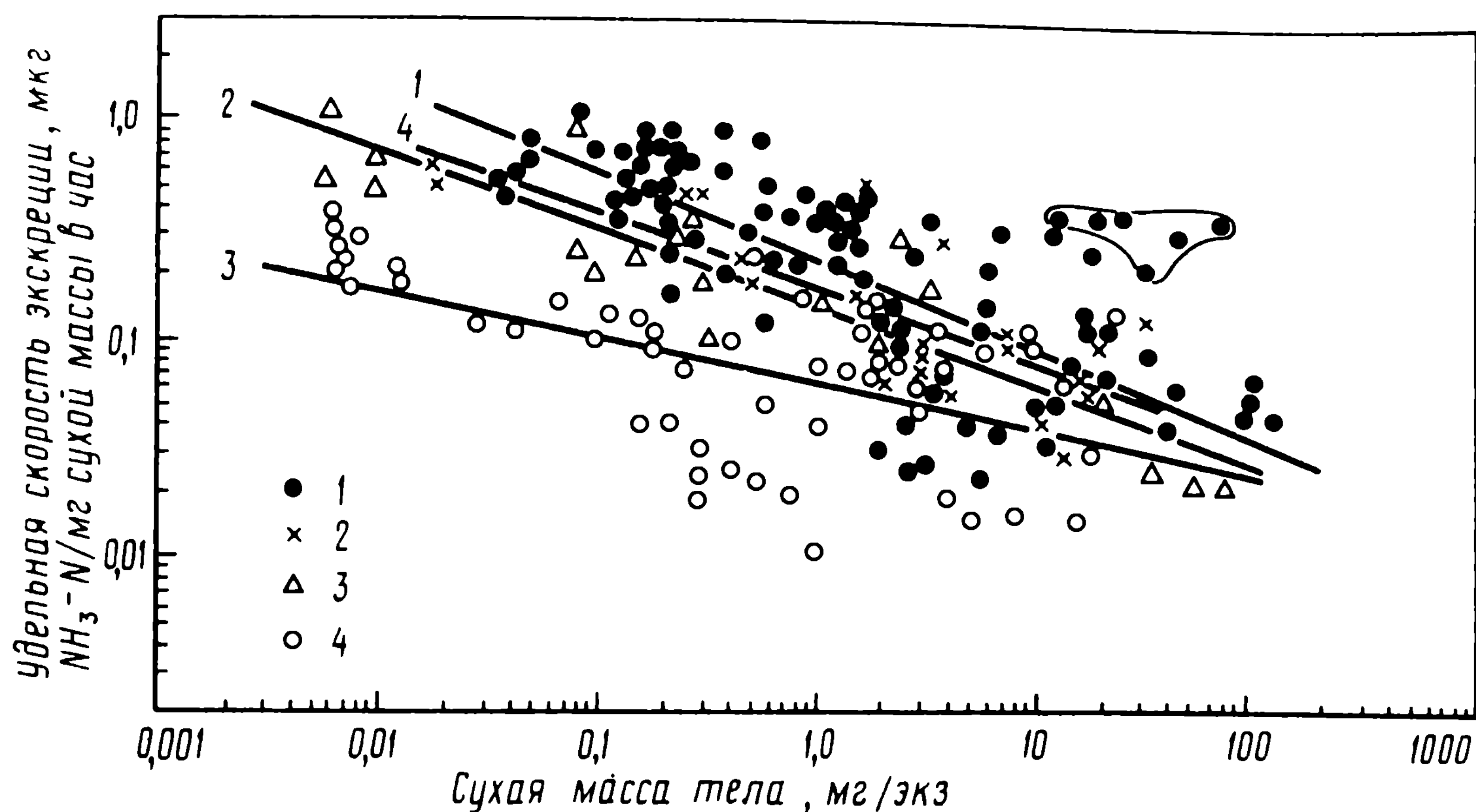


Рис. 7.3. Зависимость между удельной скоростью экскреции аммиачного азота и сухой массой тела у тропических, субтропических, бореальных видов зоопланктона и видов умеренных широт. Точки внутри замкнутой кривой — личинки рыб [628]:

1 — тропические виды; *2* — субтропические виды; *3* — виды умеренных широт; *4* — бореальные виды

сивным дыханием, а Cnidaria, Ctenophora, Tunicata и некоторые бентосные личинки входят в группу, интенсивность дыхания которой ниже среднего. Такая же тенденция прослеживается и для экскреции аммиака.

Таблица 7.3. Зависимость между скоростью экскреции общего аммиачного азота [*E*, мкг NH_3—N/(экз· ч)] *и сухой массой тела* (*W*, мг/экз) *для зоопланктона* [628]

Виды зоопланктона	Средняя температура и диапазон, °С	Уравнение регрессии
Бореальные	8,2 (4,5—14,3)	$\log E = 0{,}790 \log W - 1{,}198$
Умеренных районов	15,0 (13,8—16,0)	$\log E = 0{,}635 \log W - 0{,}857$
Субтропические	20,2 (17,3—22,5)	$\log E = 0{,}654 \log W - 0{,}767$
Тропические	27,3 (25,7—28,5)	$\log E = 0{,}591 \log W - 0{,}639$

Эти данные необходимо сопоставить с данными Биггса [135], определившего скорости экскреции аммиака у желеобразного зоопланктона, собранного аквалангистом. Диапазон скоростей экскреции азота (аммиака) составлял 0,1—3,3 мкг NH_4^+/мг белка в час; у мелких животных скорости (в расчете на единицу массы белка) выше, чем у крупных. Различия в метаболической активности разных таксонов желеобразного зоопланктона отражались на скоростях экскреции приблизительно так же, как и на уровнях потребления кислорода (см. выше). Например, у сифонофор Cystonectae скорости экскреции ниже, чем у Physonectae, а среди последних у таких видов, как Agalma rosacea и A. okeni, которые ведут малоактивный образ жизни и плавают медленно, скорости несколько ниже, чем у остальных. У талиацей, особенно мелких, скорости экскреции выше средних,

Таблица 7.4. Скорости экскреции у мелких копепод [628]

Вид	Температура в эксперименте, °C	Скорость экскреции, мкг NH_3—N/мг сухой массы в час
Acartia clausi	13,8—14,5	0,82
	15,0—15,7	0,58
Calanus minor V, самки	26,6—27,1	0,53
		0,56
		0,47
Undinula vulgaris, самки	26,4	0,50
	27,8	0,69
	28,5	0,76
Labidocera acuta	28,5	0,65
Eucalanus attenuatus	27,3—27,4	0,43
	27,8	0,39

а у менее активных цидиппидных гребневиков скорости экскреции азота ниже, чем у активно плавающих лобатных форм, например Ocyropsis maculata. Высокие скорости экскреции у Ocyropsis и Pterotrachea hippocampus (соответственно 2,9 и 3,0 мкг NH_4^+/мг белка в час) обусловили низкие отношения O/N, в то время как очень низкие скорости экскреции аммиака у псевдотекосоматных птеропод Corolla spectabilis и Gleba cordata привели к очень высоким отношениям (соответственно 89 и 54).

Хотя из огромного числа результатов, полученных Икедой, трудно выбрать примеры, особенно потому что и размер тела, и температура, влияющие на обмен, колеблются, можно отметить особенно низкие скорости экскреции аммиака у Beroe, Salpa и Liriope — соответственно 0,023; 0,10 и 0,031 мкг N/(мг·ч). Особый интерес представляют две последние формы, поскольку опыты с ними проводились при относительно высокой температуре (около 27°C) (табл. 7.4). Однако скорости экскреции у Salpa maxima и S. cylindrica, измеренные примерно при такой же температуре, оказались значительно выше [135].

Данные Икеды показывают, что у умеренно крупных бореальных копепод скорости экскреции аммиака при «нормальных», т. е. низких, температурах обитания относительно невелики. Так, у копеподитов Calanus plumchrus (IV и V стадии) при температуре 4,5—7,0°C скорости экскреции равны соответственно 0,028 и 0,031 мкг N/мг·ч, в то время как у самки Eucalanus bungii примерно при тех же температурах скорость экскреции составляет 0,057 мкг N/(мг·ч). Однако в летней популяции Calanus plumchrus (копеподиты V стадии), где рачки почти вдвое мельче, а температура воды выше (14—16 °C), скорость экскреции значительно больше — 0,23 мкг N/(мг·ч).

У мелких копепод (Pseudocalanus, Acartia spp.) удельные скорости экскреции значительно выше, особенно при более высокой температуре [например, у Acartia clausi около 0,70 мкг N/(мг • ч) при 14—16 °C]. Удельные скорости экскреции типичных тропических копепод (фитофагов или хищников) в основном среднего размера

(Labidocera acuta, Calanus minor, Undinula vulgaris, Eucalanus attenuatus), столь же высоки [0,39—0,76 мкг N/(мг·ч)].

Помимо копепод, относительно медленное выведение аммиака [менее 0,1 мкг N/(мг·ч)], достоверно более низкое, чем в опытах Мэзо [0,23 мкг N/(мг·ч)], наблюдалось у сравнительно крупного бокоплава Phronima, хотя опыты проводились примерно при 20°С. Однако при 27°С, согласно Икеде, скорость экскреции была втрое выше. У относительно холодноводного и более мелкого вида Parathemisto japonica скорость экскреции при 7°С составляла 0,066 мкг N/(мг·ч).

Скорость экскреции у Euphausia pacifica — примерно 0,10 мкг N/(мг·ч) [639] — почти не отличается от полученной Икедой [628] при 10°С — 0,067 мкг N/(мг·ч).

Однако у двух тропических эвфаузиид — Euphausia diomedeae и E. tenera — скорость экскреции с повышением температуры (27°С), как и ожидалось, возрастала и составляла соответственно 0,28 и 0,42 мкг N/(мг·ч). Относительно высокие скорости экскреции отмечены у двух видов хетогнат, но если у Sagitta elegans (бореальный вид 5,5—7,0°С) она равна 0,12 мкг N/(мг·ч), то у тепловодной Sagitta serratodentata возрастает до 0,65 мкг N/(мг·ч) при 27°с. Почти такую же скорость (0,67 мкг N/(мг·ч) получили Рив и др. [1135] для тепловодного вида S. hispida.

Несмотря на экспериментальные трудности, связанные с широким размерным диапазоном животных в опытах Икеды [628] и большим таксономическим разнообразием, можно сделать некоторые обобщения. Хотя прямое влияние температуры на экскрецию очевидно, Q_{10} для бореальных видов в среднем выше, чем для тепловодных. С увеличением размеров Q_{10} уменьшается. Для животных, сухая масса которых составляет примерно 0,1 мг, независимо от района обитания Q_{10} в среднем равен 2,4 и уменьшается до 1,6 у животных с сухой массой около 10 мг.

Как впервые продемонстрировали Корнер и Ньюэлл, Calanus экскретирует азот преимущественно в форме аммиака; однако вопрос о том, является ли экскреция у большинства видов зоопланктона аммониотелической, остается спорным. Бирс обнаружил, что Sagitta hispida экскретирует примерно 70% азота в форме аммиака, а Neomysis rayii и Euphausia pacifica, как установил Джавед, даже еще больше. Так, E. pacifica экскретирует в форме аммиака около 70—90% общего азота со следами мочевины; оба вида выделяют также небольшие количества других соединений азота. Однако Уэбб и Йоханнес [1405] утверждают, что относительно большое количество азота выводится в форме аминокислот. По данным Мэзо и Далло [879], два вида сальп (Thalia democratica и Salpa fusiformis), Phronima sedentaria и Sagitta setosa, помимо аммиака, экскретируют значительное количество органического азота; у последних двух видов на долю органического азота приходилось соответственно примерно 50 и 30% общего экскретированного азота. Считается, что на соотношение органического азота и аммиака влияют состояние планктона и наличие бактерий. Представляется, что у большин-

ства видов зоопланктона экскреция преимущественно аммониотелическая, однако некоторые виды могут выделять небольшое количество аминокислот и мочевины. При исследовании экскреции у четырех планктонных животных — Meganyctiphanes, Phronima, Acartia и Sagitta setosa — Мэзо [877] обнаружил, что азот экскретируется в форме аммиака, но выделяется и некоторое количество органического азота, который может разлагаться бактериями до аммиака.

Хотя экскреция у гребневиков изучена недостаточно, Рив и Уолтер [1134] приводят результаты Кремера, полученные для Mnemiopsis, который отличается от обычного зоопланктона тем, что значительная доля азота (46%) выводится у него в форме растворенных органических соединений, а остальная часть — в форме аммиака; количество мочевины незначительно. Рив указывает также отношение O/N: у Mnemiopsis и Pleurobrachia оно приблизительно равно 15. У таких активных хищников можно было ожидать более низкого отношения (см. ниже). Эппли и др. [374] обнаружили, что смешанный зоопланктон из Северной Пацифики экскретирует до 50% общего азота в форме мочевины. Корнер и др. [285] исследовали экскрецию азота у Calanus при хищном питании. Хотя общая экскреция азота с увеличением рациона возрастала (с 7,7 до 11,5% азота тела в сутки при увеличении рациона в 7 раз), доля мочевины менялась незначительно — 9 или 10% общего азота. Возможно, некоторые виды зоопланктона — преимущественно уреотелические или более интенсивному выделению мочевины способствовали условия экспериментов (температура 20 °С).

Упомянутые выше исследования Батлера и др. [205, 206], а также Корнера и др. [284] показали, что у Calanus finmarchicus и C. helgolandicus экскреция азота и фосфора в значительной степени зависит от сезона. Мэзо [877] также обратил внимание на явную зависимость экскреции азота у Meganyctiphanes от сезона. Он объяснил весеннее уменьшение скорости экскреции использованием в качестве субстрата липидов. Исследования Calanus показали, что весной, когда пищи много, экскреция ускоряется. Например, в апреле 1968 г. самки Calanus выделяли в сутки примерно 13% общего азота тела, а копеподиты V стадии и самцы соответственно 15 и 11%. Уменьшение экскреции летом и в конце октября, когда фитопланктона мало, снизило суточные потери азота до 3,5% у самок и приблизительно до 4% у копеподитов. Доля выведенного азота (в процентах общего содержания азота тела) была постоянно ниже доли экскретированного фосфора, однако суммарное количество азота было значительно выше. Отношение N/P, примерно равное 5, было относительно постоянным в течение всего года. Более полное исследование, проведенное в следующем году, подтвердило зависимость экскреции азота от сезона. Как и для фосфора, независимо от того, в чем выражались потери азота (в процентах общего содержания азота в теле или в потерях массы в сутки), сезонные изменения скорости экскреции совпадали с изменениями количества фитопланктона. Максимальная скорость экскреции отмечена весной, несколько более низкая — летом, хотя в августе — сентябре она

повышалась, что совпадало с пиком численности фитопланктона. В середине зимы (январь — февраль) скорость снижалась до минимальной.

Сезонное изменение количества экскретированного азота значительно; у самок Calanus максимальные значения (в апреле) достигали 12—13 мкг N/мг сухой массы в сутки, минимальные, зимние, — 2 мкг N/мг сухой массы в сутки. Батлер и др. подтвердили, что у самок интенсивность обмена выше, чем у самцов и у копеподитов V стадии, и они экскретируют больше азота. Опыты с голоданием показали, что обилие пищи в естественных условиях обитания положительно влияло на скорость экскреции. Зимой и у свежепойманных, и у экспериментально голодавших Calanus скорости экскреции низки. В то время как весной скорость экскреции у свежепойманных экземпляров гораздо выше, чем у голодавших, Q_{10} для экскреции в диапазоне 6—18 °С приблизительно равен 2, хотя значения коэффициента для самок и самцов несколько различаются. Корнер и др. [281] получили следующие значения Q_{10}: для самок — 2,08, для самцов — 2,12, для копеподитов V стадии — 2,21.

В отличие от экскреции фосфора, значительная доля которого выделялась в определенные периоды в органической форме (особенно в период весеннего цветения), подавляющая часть экскретированного в течение года азота (около 90 %) была представлена аммиаком. Из результатов предшествующих лабораторных исследований следует, что величина суточной экскреции азота колебалась, когда Calanus содержали на трех разных водорослях (Brachiomonas, Cricosphaera, Skeletonema) при концентрациях, соответствующих среднегодовому содержанию взвешенного азота в водах вблизи Плимута. Не выяснено, является ли это результатом неодинаковой усвояемости различных химических компонентов водорослей. Однако экспериментальное кормление каждым видом водорослей по отдельности отчетливо продемонстрировало заметное увеличение экскреции при возрастании количества корма и ее снижение при голодании. Как указывают Корнер и др., должен существовать верхний предел скорости экскреции, зависящий от биохимических путей метаболизма у копепод и концентрации ферментов, однако питание в естественных условиях в период весеннего цветения диатомовых обусловливает высокую скорость экскреции. Преобладание белка в фитопланктонном корме и превращение углеводных «скелетов» после дезаминирования в запасные липидные продукты приводят к интенсивному высвобождению аммиака.

Состав высвобождаемых соединений фосфора, за исключением фосфата, почти не изучен. Известно лишь, что некоторые из них являются органическими [275]. Потери фосфора (относительно суммарного содержания в теле) всегда значительно превышают потери азота. Так, во время трех пиков численности диатомовых вблизи Плимута самки Calanus теряли примерно 20 % (апрель 1968 г.), 28 % (октябрь 1968 г.) и 20 % (апрель 1969 г.) общего фосфора тела в сутки. Соответственно суточные потери азота составляли 11; 9 (август—сентябрь) и 6—7 %.

Таблица 7.5. Суточная потребность в азоте и фосфоре каляноид [206]

Сезон	Суточная потребность для роста и обмена	
	N тела, %	P тела, %
Весна	8,4	13,6
Зима	1,9—2,8	6,2—7,2

Эксперименты Батлера и др. [206] дают основания для анализа характера утилизации пищи в течение года, это относится и к азоту и к фосфору. У всех трех стадий Calanus (V, VI самцы, VI самки) в период весеннего цветения диатомовых наблюдалось избыточное отложение азота и фосфора. Расчеты показывают, что весной было ассимилировано (т. е. переварено и абсорбировано) около 77% P и 62% N, содержавшихся в пище (табл. 7.5). Если количество общего N и P, потребленного за сутки в конце апреля, принять за 100%, то из них соответственно экскретировано 36 и 60%, потеряно с фекалиями 37 и 23%, пошло на рост 27 и 17%. Можно также оценить суточные потребности в азоте и фосфоре в весенний и зимний периоды (см. табл. 7.5). Однако усвояемость по N равна только 62,4%, а по P — 77%. Так, весной для компенсации затрат на рост и обмен Calanus должны получать с пищей 13,4% общего азота и 17,6% общего фосфора тела в сутки. Батлер и др. указывают, что эти величины близки к полученным ранее для Calanus оценкам Харви — около 11—14% массы в сутки. Кушинг дает гораздо более высокую оценку — примерно 50% в сутки. Эти результаты свидетельствуют, что весной в районе Ферт-оф-Клайда при среднем содержании взвешенного вещества Calanus должны осветлять 29 мл/сут. При меньшем количестве взвеси, но с учетом детрита в этом районе зимой они должны осветлять 37—59 мл/сут. Хотя меньшее значение, вероятно, находится в пределах фильтрационных способностей каляноид, представляется маловероятным, чтобы зимой, когда живого фитопланктона мало, все имеющееся органическое вещество было усвояемым и представляло реальную пищевую ценность. Питание зимующих копепод все еще остается спорным вопросом.

Корнер и др. [281] приводят данные по экскреции (в расчете на единицу массы) для разных стадий развития Calanus и содержанию азота в тканях для каждой стадии. Это позволяет приближенно оценить использование пищи на рост (см. ниже), принимая усвояемость, примерно равной 60%. В тканях молодых копеподитов (II—IV стадии) откладывается в сутки приблизительно 0,9 мкг. Средняя скорость экскреции у этих копеподитов составляет около 0,6 мкг N/сут, так что ежесуточно должно ассимилироваться 1,5 мкг N. Однако если усвояемость пищи равна примерно 60%, то ежесуточная потребность в азоте должна составлять 2,5 мкг N.

В этом случае валовая эффективность роста [рост (масса)/потребляемая пища (масса)] равна $\frac{0,9}{2,5} \cdot 100 = 36\%$, а чистая эффективность роста [рост (масса)/ассимилированная пища (масса)]

$\frac{0,9}{1,5} \cdot 100 = 60\%$*. Эти величины сравнимы с полученными Коновером для C. hyperboreus — валовая эффективность роста 30%, чистая эффективность роста 52%.

Позднее Корнер и др. [282] исследовали все стадии Calanus и определили эффективность ассимиляции микрометодом Кьельдаля и по формуле Коновера. Опыты показали, что при питании Skeletonema средняя усвояемость составила 61,7%; в качестве первого приближения это значение было использовано для всех стадий развития. Определение азота тела и величины экскреции для разных науплиальных и копеподитных стадий выявило, что содержание азота возрастало с 0,04 мкг/экз для науплиев I стадии до 0,37 мкг/экз для копеподитов I стадии и до 17,8 мкг/экз для VI стадии (самки). Скорость экскреции азота возрастала с примерно 0,01 мкг N/(экз$\times$ $\times$ сут) для науплиев I—II стадий до 0,4 мкг N/(экз · сут) для копеподитов III—IV стадий и до 0,84 мкг N/(экз · сут) для VI стадии (самки) (рис. 7.4.). Эти данные позволяют рассчитать эффективность роста для неполовозрелой фазы развития Calanus и эффективность продуцирования яиц взрослыми самками:

а) для неполовозрелой фазы (35 сут) на обмен израсходовано 13,9 мкг N/экз (рис. 7.5.). С учетом того, что в процессе линьки теряется 2% N тела в сутки, это составляет примерно 0,64 мкг для 11 линек. Прирост N тела = 17,8 — 0,04 = 17,76 мкг. Съеденная пища (по массе N) = (17,76+13,9+0,64) · 100/61,7 (усвояемость) = = 52,3 мкг N. Следовательно, валовая эффективность роста: рост/потребленная пища · 100 = 34%;

б) для половозрелой фазы (примерно 35 сут) следует учитывать только обмен и продукцию яиц (в среднем 250 яиц на самку). Количество N, потребленного с пищей, = обмен + яйца = (0,84 · 35) + + (0,035 · 250) · 100/61,7 (усвояемость) = 29,4 + 8,75 · 100/61,7 = = 61,8 мкг N.

Валовая эффективность продуцирования яиц = 8,75/61,8 $\times$ 100 = = 14%. Для всего периода жизни средняя оценка эффективности приближенно равна 24%, следовательно, примерно $^1/_4$ пищи расходуется на рост и продуцирование яиц, а $^3/_4$ идет на линьку, образование фекалий и в особенности на обмен.

Коркетт и Макларен [275] рассчитали по содержанию азота и скорости экскреции у Pseudocalanus minutus, что для интервала от V науплиальной стадии до половозрелой особи валовая эффективность роста составляет всего 7,9%. Исходя из 10%-ной среднесуточной потери массы на дыхание и около 10% на экскрецию, 65%-ной усвояемости и суточной скорости роста 10—17% массы тела [1008], Коркетт и Макларен рассчитали, что суточный рацион должен составлять примерно 60% массы тела.

Хотя в зимнее время экскреция у Calanus снижается, суточные потери все-таки остаются примерно равными 2% азота и 7% фосфора

---

* В отечественной науке эти параметры обозначают коэффициентами K_1 и K_2. — *Прим. пер.*

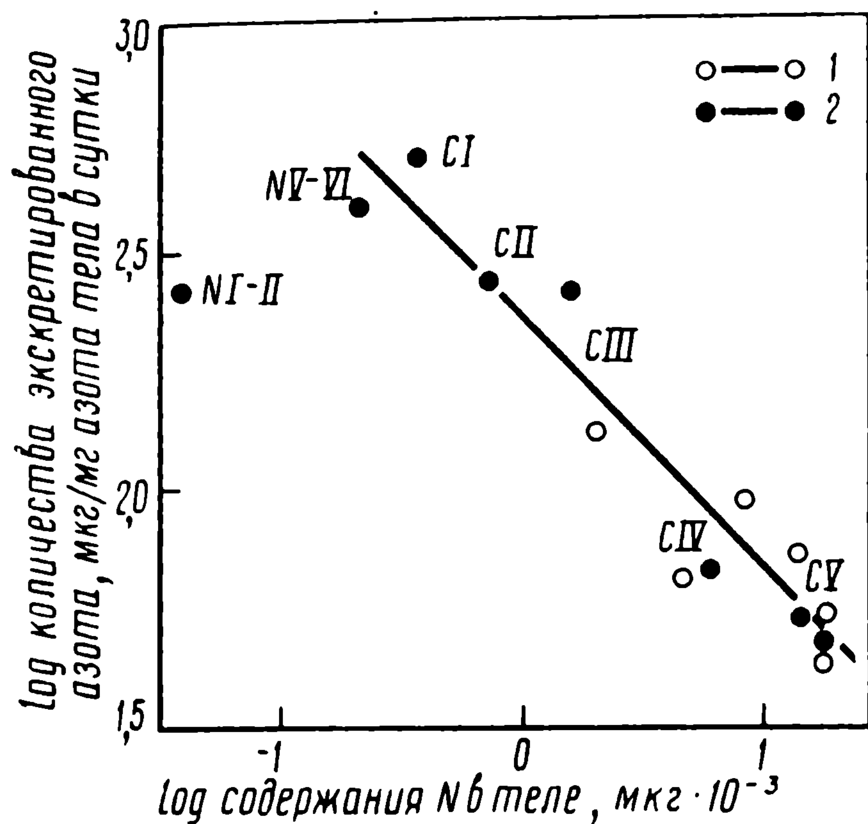


Рис. 7.4

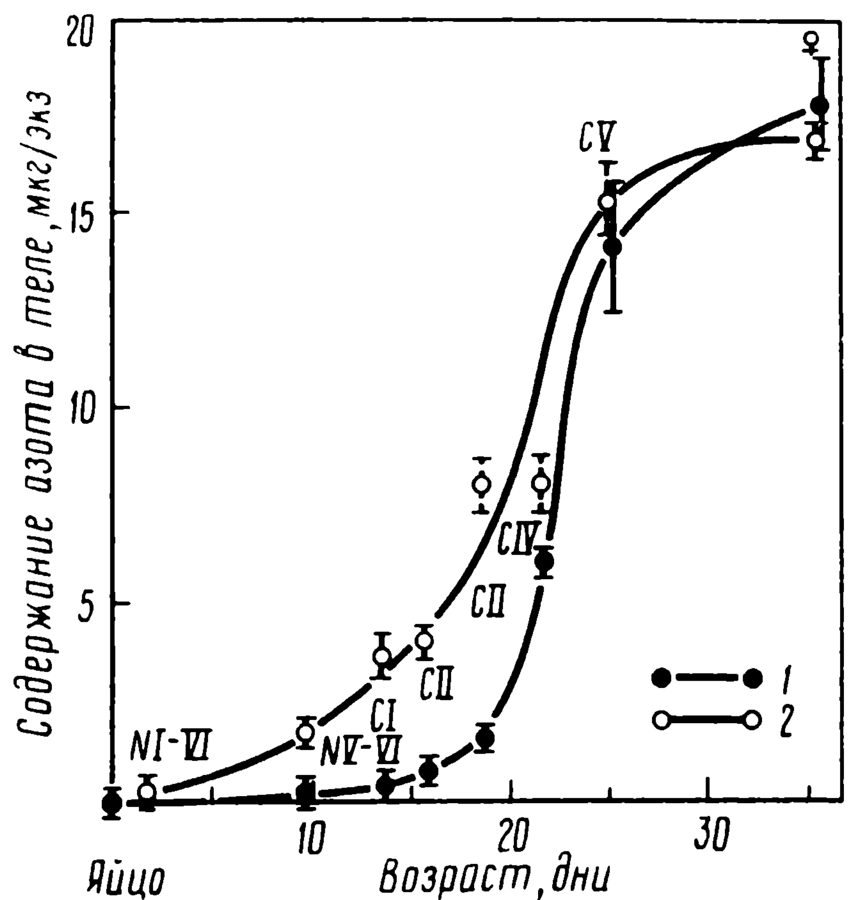


Рис. 7.5

Рис. 7.4. Экскреция азота у Calanus finmarchicus (*1*) и C. Helgolandicus (*2*) в зависимости от содержания азота в теле (значения для науплиев I—II стадий аномальны; для III и IV стадий данных нет)

Рис. 7.5. Количество удерживаемого (*1*) и экскретируемого (*2*) азота у C. finmarchicus на разных стадиях развития; N I—IV — науплиальные стадии; C I—V — копеподитные стадии [282]

тела (табл. 7.6), их необходимо компенсировать. Следует учитывать и иные источники пищи, помимо фитопланктона. Вероятно, стоит учесть данные Мартина [854], что у зоопланктона в заливе Наррагансетт осенью скорости экскреции гораздо выше, чем весной (примерно в 3 раза по фосфору и в 10 раз по азоту). По-видимому, осенью популяция интенсивно потребляла детрит и микрозоопланктон, особенно когда в зоопланктоне доминировала считающаяся всеядной Acartia.

*Таблица 7.6. Средние скорости экскреции азота и фосфора у Calanus зимой и весной** [206]

Элемент	Зима	Весна
Азот		
мкг/(экз·сут)	0,47	1,16
мкг/мг сухой массы в сутки	2,65	5,43
Фосфор		
мкг/(экз·сут)	0,091	0,250
мкг/мг сухой массы в сутки	0,483	1,176
Количество азота, экскретируемого за сутки, % азота тела	2,58	4,62
Количество фосфора, экскретируемого за сутки, % фосфора тела	6,45	10,30

* Тройное определение по самкам, самцам и копеподитам V стадии зимой и весной. Зимой содержание азота составляло 11,8% сухой массы тела, весной — 12,6%; соответствующие значения для фосфора 0,80 и 0,97%.

С целью изучения возможных источников пищи Корнер и др. [284] кормили Calanus четырьмя видами корма: 1) взвешенным веществом из залива Ферт-оф-Клайд, взятым зимой; 2) взвесью, образующейся при пропускании пузырьков воздуха через морскую воду, обогащенную экстрактами из растительных клеток; 3) живыми науплиями Elminius; 4) мертвыми науплиями Elminius. Постоянные уровни азота и фосфора в теле Calanus сохранялись только при кормлении науплиями (живыми или мертвыми). Мертвые науплии давали в сутки 34% азота и 44,5% фосфора тела; живые науплии — 25% азота и 47% фосфора.

Эти величины гораздо выше полученных ранее по данным о весеннем цветении диатомовых в Ферт-оф-Клайде (примерно 13% азота тела и 17,5% фосфора в сутки), и, хотя это увеличение может быть скорее связано с поимкой «крупных» частиц (т. е. Elminius), чем с питанием «мелкими» частицами (диатомеями), большие величины отчасти отражают питание животным кормом. Хищничество может играть заметную роль в питании зимующих Calanus. Взвешенное вещество могло оказывать косвенное влияние, поддерживая численность микрозоопланктона, которым, в свою очередь, могли питаться Calanus. Личинки балянусов (Elminius), вероятно, сами по себе не являются источником пищи, поскольку в течение нескольких зимних месяцев их обычно мало; однако доступный микрозоопланктон мог включать и простейших. Независимо от источника пищи зимой потребности в ней оказываются очень высокими как по азоту, так и по фосфору, однако это может быть связано с кормлением в опыте чисто животным кормом.

Икеда [628] рассмотрел зависимость между уменьшением скорости обмена при голодании заметным по снижению потребления кислорода) и длительностью выживания разных видов зоопланктона (рис. 7.6). Calanus plumchrus теряют за короткий период голодания 1% массы тела (для сравнения: Calanus finmarchicus — 2%), Acartia clausi — 6%, Acartia longiremis — 16%. Величина потерь частично зависит от разме-

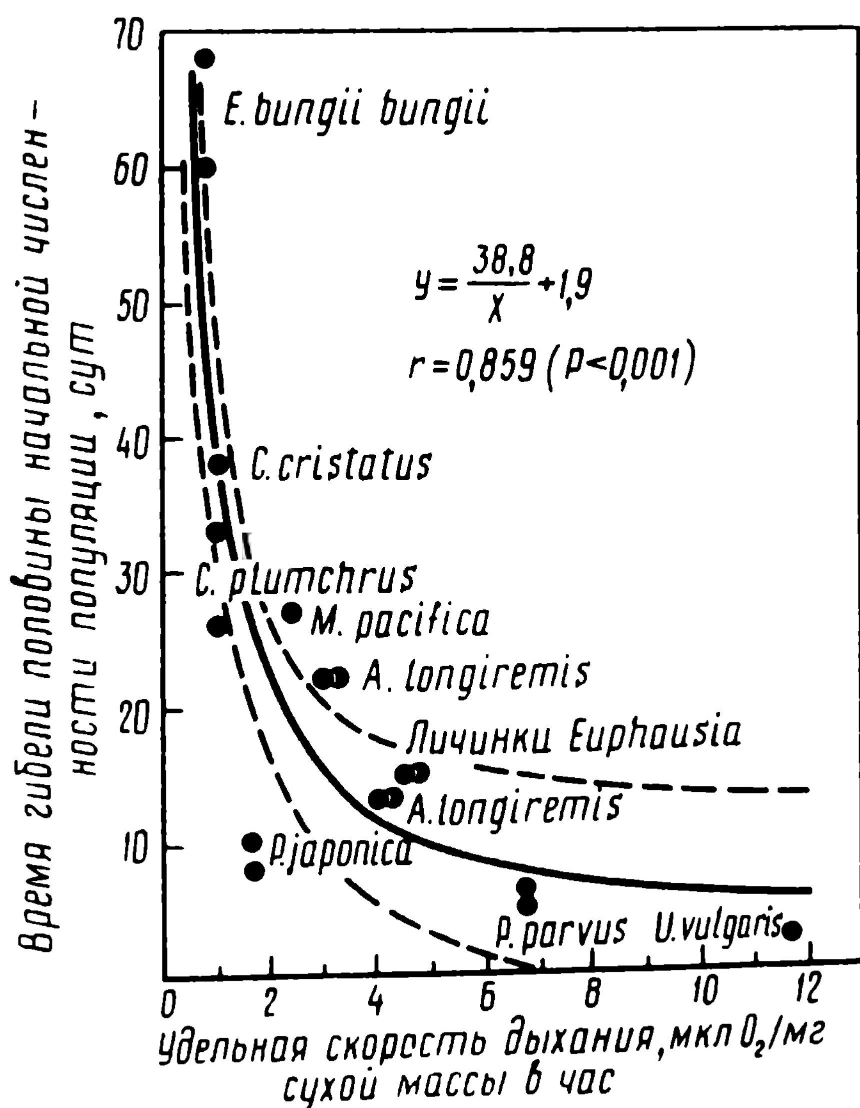


Рис. 7.6. Зависимость между удельной скоростью дыхания и временем гибели половины начальной численности особей для тропических (Undinula vulgaris), умеренно широтных (Paracalanus parvus) и бореальных (Calanus cristatus V, C. plumchrus V, Eucalanus bungii bungii, Metridia pacifica, Acartia longiremis, Parathemisto japonica и личинки эвфаузиид) видов зоопланктона. Пунктирными линиями обозначен 95%-ный доверительный интервал регрессии [628]

ров животных и температуры воды; оба фактора влияют на скорость обмена веществ. В целом для тропических видов уменьшение скорости обмена при недостатке корма не имеет большого значения для выживания, однако для многих бореальных видов даже незначительное снижение интенсивности обмена может быть весьма существенным. Снижение интенсивности обмена приводит к уменьшению экскреции. Так, Calanus finmarchicus при голодании теряют ежесуточно около 4% общего белка тела, в то время как питающиеся Calanus — как минимум 15% белка тела в сутки.

Зависимость между потреблением кислорода и экскрецией азота можно использовать как показатель интенсивности обмена. Эта зависимость между количеством потребленного кислорода и количеством экскретированного азота (O/N) широко используется для идентификации метаболических субстратов. Зависимости такого рода не ограничены только отношением O/N; в равной степени можно использовать отношения кислород/фосфор (O/P), углерод/азот (C/N) или азот/ /фосфор (N/P). Батлер и др. [205] исследовали различия между отношениями N/P у фито- и зоопланктона. Ранее для фитопланктона было получено значение, примерно равное 7 (в единицах массы), а для зоопланктона — 11. Отношения N/P для некоторых видов фитопланктона в целом ниже, чем для фекальных комочков зоопланктеров-фитофагов. Однако в продуктах экскреции у животных, питающихся фитопланктоном и запасающих азот, отношение N/P должно быть значимо ниже, чем в тканях тела. По данным Харриса [554], в продуктах экскреции смешанного зоопланктона из пролива Лонг-Айленд N/P = 4,4. Значения, полученные Батлером с сотрудниками, несколько выше (в среднем 5,4), однако и они значительно ниже, чем в тканях зоопланктона. Отношение N/P для продуктов экскреции оставалось довольно постоянным в течение ряда лет. У Calanus не обнаружено реальной разницы между самцами, самками и копеподитами V стадии, хотя фактические величины экскреции фосфора и азота в течение года значительно менялись. Это относительное постоянство отношения N/P позволяет по известной величине общей экскреции фосфора приблизительно оценить общую экскрецию азота.

Особую роль отношение O/N может играть в идентификации метаболических субстратов. В «среднем» белке содержится примерно 45% углерода и 16% азота; если метаболизируется чистый белок, отношение O/N приближается к 8. Считается, что «среднее» живое взвешенное органическое вещество в морской воде, как правило, имеет соотношение: 106 атомов C 16 атомов N 1 атом P (см. т. 1). Теоретически при полном окислении этого взвешенного вещества, приблизительно эквивалентного смешанному рациону, отношение O/N должно быть примерно равно 17. Если в обмене участвуют чистые углеводы или чистые липиды (за исключением небольшого количества азота, присутствующего, если в состав липидов входят фосфолипиды), величина O/N теоретически стремится к бесконечности. На практике высокие значения, превышающие 50 и достигающие даже 100, могут быть получены при использовании пищи, богатой углеводами или, чаще, липидами.

Таблица 7.7. Отношения O/N, N/P *и* O/P, *рассчитанные по дыханию, экскреции аммонийного азота и неорганического фосфатного фосфора* [629]

Объект	O/N	N/P	O/P	Источник
Смешанный зоопланктон (НФ)	7,7	7,0	54	[554]
» » »	41	9,98	222	[854]
Calanus cristatus (НФ)	5,7	19	110	[1307]
Calanus plumchrus (НФ)	6,8	13	89	[1307]
Смешанный зоопланктон (НФ)	13,48	10,33	142,4	[736]
Sagitta hispida (Ф)	—	11,3	—	[105]
Смешанный зоопланктон (НФ)	—	—	72	[1064]
Calanus helgolandicus (Ф)	9,8—15,6*	—	—	[281]
Бореальный зоопланктон (10 видов) (НФ)	6—200*	—	—	[268]
Calanus finmarchicus (Ф)	—	10,8	—	[205]
» » »	—	11,0**	—	[205]
Sagitta hispida (Ф)	6,8	—	—	[1135]
Calanus helgolandicus (Ф)	—	16,5**	—	[283]
Temora stylifera (Ф)	7—15***	—	—	[984]
Phronima sedentaria	4,27	—	—	[877]
Meganyctiphanes norvegica (Ф)	4,77—12,13	—	—	[877]
Acartia clausi (Ф)	1,61	—	—	[877]
Sagitta setosa (Ф)	1,75	—	—	[877]
Бореальный, умеренный, субтропический и тропический зоопланктон (81 вид) (Ф)	4—115	—	—	[628]
Смешанный зоопланктон (НФ)	—	6,8	—	[947]

* N по нингидрину.
** Общий N / общий P.
*** Рассчитано по рис. 10 из работы Ниваля и др. [984].
НФ — нефильтрованная вода, Ф — фильтрованная.
Отношения приведены в атомах.

Икеда [629] приводит средние значения отношений O/N, N/P и O/P (на основе более ранних данных) для органического вещества, несколько отличающиеся от приведенных выше. Важно также учитывать возможные изменения химического состава белков и липидов, а также то, что указанные отношения хотя и важны, но позволяют лишь частично определять метаболические субстраты. В целом, помимо высоких отношений O/N и O/P, характерных для окисления углеводов, для обмена, ориентированного на липиды и белки, типичны низкие значения соответственно N/P и O/N (табл. 7.7). Следует отметить, что включение в опыт поврежденного или погибающего зоопланктона, а также использование нефильтрованной морской воды могут резко изменять экскрецию азота и фосфора.

Харрис [554] одним из первых исследовал отношение O/N у смешанного зоопланктона (главным образом Acartia). Хотя отношения значительно колеблются (приблизительно от 4 до 16), среднее (около 8) свидетельствует, что эти копеподы интенсивно используют белок. Коновер и Корнер [268] изучали отношение O/N у четырех видов копепод из высоких широт: Calanus hyperboreus, Calanus finmarchicus, Metridia longa и Euchaeta norvegica. Особое внимание они обратили на зависимость отношения от вида и сезона. Для арктической копеподы Calanus hyperboreus отношение O/N было

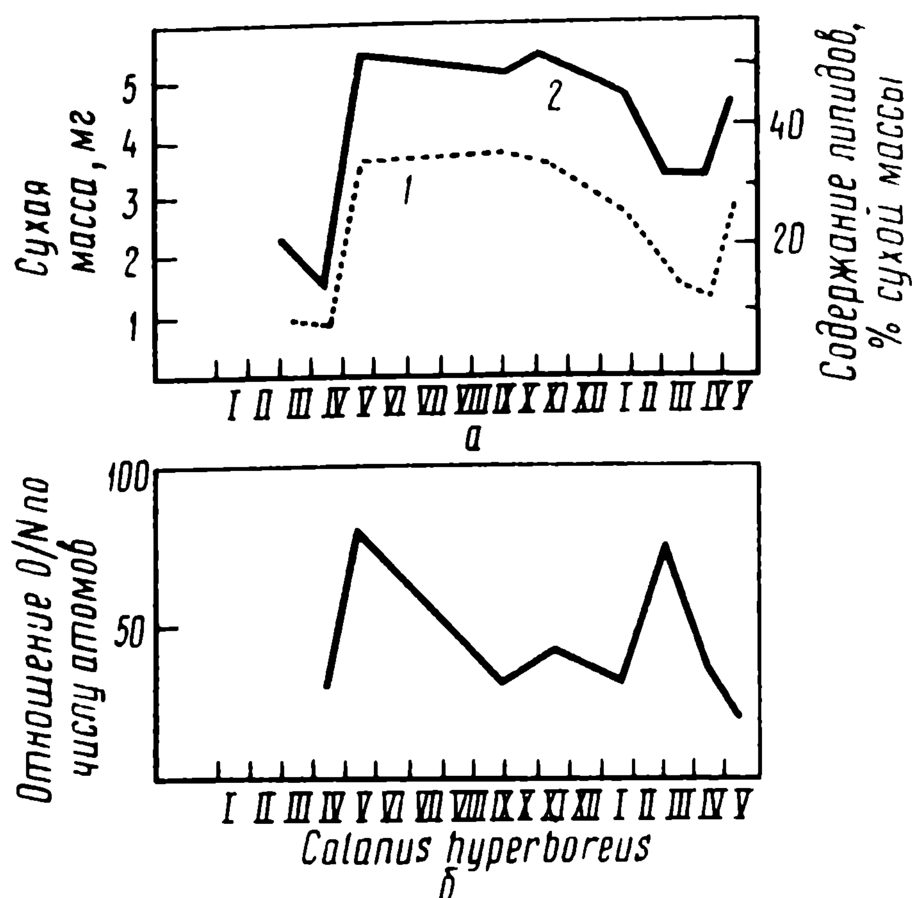


Рис. 7.7. Сезонные изменения сухой массы, содержания липидов (*а*) и отношения O/N (*б*): *1* — сухая масса; *2* — липиды, %. Кривые сглажены [268, с изменениями]

относительно высоким, обычно свыше 30; в некоторых случаях оно даже превышало 50. Максимум отмечен весной, приблизительно в мае, после того как копеподы начинают активно питаться (рис. 7.7). Скорость дыхания подвержена сезонным колебаниям, максимум отмечен приблизительно в мае. Скорость экскреции азота также испытывает сезонные колебания, она резко возрастает от низкого зимнего значения, достигая максимума несколько раньше, в апреле. На фоне отчетливого снижения скорости экскреции азота в конце весны и летом и довольно медленного уменьшения потребления кислорода отношение O/N в целом снижается в течение лета, а осенью и в начале зимы колеблется около 30. Осенью отношение O/N относительно высоко, по-видимому, оттого, что животные использовали в качестве источника энергии в основном жир. Минимальное значение O/N отмечено незадолго до вспышки цветения фитопланктона, хотя зимой скорости экскреции достаточно низки (см. рис. 7.7, *б*). Коновер и Корнер объясняют низкую величину O/N тем, что запасы жира у животных истощаются настолько, что они начинают расходовать белки; отношение O/N было ниже 20.

Даже в период весеннего цветения, поскольку скорости дыхания и экскреции возрастали, величина O/N была не слишком велика. В результате интенсивного питания в этот период откладываются запасы питательных веществ, преимущественно жира. Большая часть этих запасов происходит из белка пищи, который подвергся дезаминированию с потерей азота. Только после цветения, когда интенсивность питания животных была низкой, но в качестве субстрата для дыхания использовался почти исключительно жир, O/N достигало максимума. Результаты этих наблюдений над Calanus hyperboreus подтверждены данными по изменению сухой массы и содержания жира.

Из рис. 7.7, *а* видно, что и сухая масса, и процентное содержание жира непосредственно перед цветением были низкими, затем следовало быстрое увеличение массы с отложением жира. Масса незначительно уменьшалась летом и в начале осени, когда копеподы экономно расходовали свои запасы при пониженной интенсивности обмена.

У Calanus finmarchicus также наблюдались сходные сезонные колебания скорости дыхания, экскреции и отношения O/N. Низкое

отношение O/N отмечено в конце зимы, после чего оно резко возрастало в мае примерно до 50. Однако в конце лета и осенью отмечено значительно более резкое уменьшение отношения O/N, характерное для вида, имеющего несколько генераций в году и больше зависящего от наличия постоянных источников пищи. В это время отношение O/N часто бывает ниже 20, что указывает на использование в пищу смешанного фитоплактона. Некоторое увеличение отношения O/N отмечено осенью, в момент накопления липидов у зимующей стадии, в это время содержание жира относительно высоко (более 40% сухой массы тела). Однако в конце зимы (февраль — март) резкое уменьшение содержания жира и относительно низкое отношение O/N (несколько выше 10) показывают, что резервы жира в основном исчерпаны, и копеподы должны в значительной степени расходовать белок. Calanus finmarchicus, по-видимому, гораздо сильнее, чем C. hyperboreus, зависит от наличия корма.

У Metridia longa отношение O/N ниже, чем у Calanus finmarchicus, что, возможно, отражает частично хищное питание [540]. Хотя скорости дыхания и экскреции повышаются весной и снижаются осенью, отношение O/N почти не меняется (всегда ниже 20), за исключением периода непосредственно после весеннего цветения. Изменения сухой массы тела и содержания жира (обычно менее 20% массы тела) незначительны. При голодании Metridia расходует белок тела; обычно этот вид, вероятно, всеяден (см. гл. 6).

Имеющиеся ограниченные данные для хищной копеподы Pareuchaeta norvegica свидетельствуют, что интенсивность дыхания относительно высока, а ее колебания незначительны, за исключением небольшого увеличения весной. Колебания интенсивности экскреции азота также достаточно нерегулярны, а изменения отношения O/N незначительны, но в целом оно ниже, чем у Calanus. По-видимому, этот вид не столько использует накопленные пищевые запасы, сколько стремится постоянно добывать пищу с высоким содержанием белка. Коновер и Корнер выдвинули предположение, что эти четыре вида копепод в разной степени зависят от среды обитания. Сильнее всего эта зависимость у хищной Pareuchaeta и всеядной Metridia, a Calanus hyperboreus, способный делать значительные запасы жира, достигает некоторой временной независимости.

Хотя Мартин [854] не использовал отношение O/N для выявления метаболических субстратов, его анализ сезонных колебаний экскреции зоопланктона показал, что при обилии фитопланктона экскреция азота и фосфора низка и накапливаются жировые запасы; низкая интенсивность экскреции фосфора обычно указывает на накопление жира. Позднее, когда фитопланктона становится относительно мало, интенсивность экскреции азота увеличивается, что свидетельствует об использовании белка и, возможно, о переходе на хищное питание. При повышении интенсивности экскреции фосфора накопление жира приостанавливается.

По данным Джаведа [639], для мизиды Neomysis rayii отношение O/N равно 8,4, а для эвфаузииды Euphausia pacifica — 9,4. Оба этих вида во время опыта не кормили; при таком полуголодном

существовании явно используется белок тела. Принимая, что субстратом метаболизма является белок, Джавед рассчитал, что при 10 °C Neomysis использует за сутки 14 мкг белка на 1 мг сухой массы, а Euphausia — 13 мкг, что эквивалентно примерно 2% общего содержания белка в теле в сутки. Фергюсон [402] на мизидах Neomysis integer показала, что в конце зимы — весной (февраль и март) отношение O/N минимально (в среднем 4 и 4,5), а в сентябре и октябре равно соответственно 8,8 и 8,7, что указывает на чисто белковый метаболизм. Значение около 4 ненормально низко, ниже рассчитанного для белка (см. некоторые ранние данные Харриса). Мэзо также получил низкие значения (часто ниже 4) отношения O/N для зоопланктона (Meganyctiphanes, Phronima, Acartia). Он объясняет эти исключительно низкие значения тем, что у изученных им видов запасов нет или они очень незначительны, а интенсивность обмена высока, так что белок расходуется быстрее, чем окисляются остатки. В некоторых экспериментах с этими же видами отношение O/N было равно 12, что указывало на довольно существенный белковый обмен. Тагути и Исии [1307] также определяли отношение O/N и O/P по своим данным об экскреции и дыхании. Хотя отношения O/N и O/P варьировали, они оставались низки (в среднем 5,7 и 6,8 для O/N соответственно у C. cristatus и C. plumchrus; 110 и 89 для O/P у этих же видов). По-видимому, потери при экскреции несколько превышают потери при дыхании.

Икеда [628] приводит большое число данных об отношении O/N у зоопланктона. Даже для одного вида отмечены значительные колебания, и, хотя частично это может быть связано с ошибкой эксперимента, поскольку изменения O_2 и NH_3 иногда были очень незначительны, некоторые колебания действительно могли отражать изменение метаболического субстрата. Например, отчетливый диапазон наблюдается у Metridia pacifica (19—93); поскольку Хак обнаружил у M. longa и M. lucens явную тенденцию к всеядному или хищному питанию (эту точку зрения разделяют также Коновер и Корнер), данный диапазон изменения отношения O/N для M. pacifica может указать на переход от преимущественно хищного к фитопланктонному питанию. Икеда приводит также (табл. 7.8) отношения O/N для типичных зоопланктонных фитофагов и хищников. Например, для Calanus plumchrus в бореальных водах отношение O/N равно 40 и 51, что характерно для фитофагов, в то время как Beroe, Sagitta elegans и S. serratodentata оказываются преимущественно хищниками (отношение O/N равно соответственно 17, 10 и 11). Необходимо отметить низкое отношение O/N у Acartia (A. longiremis — 12, A. clausi — 6), поскольку этих копепод часто характеризуют как всеядных. Сходным образом, хотя для Euphausia pacifica и отмечены существенные колебания, отношение O/N равно 27, т. е. достаточно высоко, что указывает на преимущественно растительный характер питания, в то время как у предположительно всеядных тропических видов E. diomedeae и E. tenera оно равно соответственно 15,5 и 13 [1162] (см. табл. 7.8).

Икеда построил диаграммы относительной процентной частоты

*Таблица 7.8. Отношение O/N у разных зоопланктонных животных** [628]

Копепода	O/N	Диапазон температуры в опытах, °C
Metridia pacifica, копеподиты V	28 (4)	4,9—9,7
M. pacifica, самки	93 (1)	8,2—10,5
Calanus plumchrus, копеподиты IV	51 (3)	4,5—7,0
C. plumchrus, V коп.	40 (3)	4,5—7,0
Acartia longiremis	12 (3)	8,9—11,0
A. longiremis	16 (3)	8,4—14,3
A. clausi	6	
Beroe cucumis	17 (3)	15,0—15,3
Sagitta elegans	10 (3)	5,5—7,0
S. serratodentata	11 (2)	27,4
Euphausia pacifica	37 (4)	7,0—10,7
E. tenera	13 (9)	26,6—27,5
E. diomedeae	15,5 (2)	27,2

* Приведены средние значения, в скобках указано число повторных определений.

отношений O/N для разных экологических групп. По его мнению, отношения ниже 24 указывают на преимущественно белковый метаболизм, выше 24 — липидный метаболизм. Для видов умеренных и теплых вод в основном характерны низкие отношения O/N, что отражает превалирование белкового обмена. У бореального зоопланктона рассеяние величин гораздо больше (7—93), однако более чем у половины видов отношения O/N очень высоки; это свидетельствует о преобладании липидного обмена, так как резервы углеводов обычно крайне незначительны. В некоторых случаях отношение O/N превышает 90. Высокие отношения O/N у бореальных видов отражают их фитофагию, однако даже для одного вида часто отмечаются значительные колебания, указывающие, вероятно, на изменчивость характера питания. Как считают Коновер и др., в целом в бореальных водах отношение O/N у хищных видов ниже, чем у фитофагов. Вместе с тем у видов умеренных и теплых вод таких резких различий в отношениях O/N не наблюдается. Возможно, в отсутствие значительных вспышек численности фитопланктона чаще наблюдается всеядное питание и липидов запасается меньше.

Биггс [135] установил, что у хищного железообразного зоопланктона отношения O/N в основном находятся в диапазоне 8—24, который установили другие исследователи, особенно Икеда. При чисто белковом метаболизме отношения были бы меньше, при окислении равных количеств белка и липидов больше. Особенно интересны данные об эвдоксиях Diphyes и Ceratocymba, у которых отмечены очень низкие скорости экскреции аммония и исключительно высокие отношения O/N — соответственно 121 и 88. Биггс отмечает, что некоторые эвдоксии не питаются. Высокие отношения можно объяснить тем, что эвдоксии во время своего короткого существования расходуют запасы углеводов или (что более вероятно) липидов. У растительноядного железообразного зоопланктона отношения O/N в общем выше (18—89), чем у хищников. Мэзо и Далло [879] привели очень низкие отношения для Thalia democratica (0,6) и Salpa fusiformis

Таблица 7.9. Экскреция азота на единицу сухой массы у взрослых экземпляров трех видов копепод [984]

Вид	Местообитание	Скорость экскреции, мкг N/мг сухой массы в сутки	Температура в опыте, °С	Источник
Calanus helgolandicus и C. finmarchicus	Атлантика			
	Ферт-оф-Клайд	11,0—12,1	15	[281]
	весна	14,94 (1,63)*	10—14	[205]
	осень	3,21 (1,23)		
	зима	2,65 (0,90)	7	[206]
	весна	5,43 (2,58)	9	
	Побережье Северной Америки	0,5—3	4—6	[268]
	Побережье Марокко	12,1—15,9	15	[984]
Acartia clausi	Средиземное море			
	Вильфранш-сюр-Мер	52,04 (4,25)	15	[877]
	Атлантика			
	Побережье Северной Америки**	30,0—81,0	16—18	[554]
	Побережье Марокко	15,5	15	[984]
Centropages typicus	Атлантика			
	Побережье Северной Америки	11,9	3—5	[268]
	Побережье Марокко	18,02	15	[984]

* В скобках — стандартное отклонение средней.
** Планктон, состоящий более чем на 70% из Acartia clausi.

(3,8), а также амфиподы Phronima sedentaria (2,0). Низкие отношения частично могут быть связаны с тем, что эти животные голодали до эксперимента 12 ч, однако полученные для них результаты значительно отличаются от приводимых в других исследованиях. Потребление кислорода у них было исключительно низким. Поскольку отлов производился сетями, помимо голодания, на результаты опытов могло повлиять некоторое травмирование животных.

Ниваль и др. [984], изучавшие дыхание некоторых каляноид из вод апвеллинга у побережья Марокко, определяли также скорости экскреции азота. Скорости обычно измеряли при температуре 13 или 15 °С и выражали на единицу сухой массы или единицу белка тела. Для трех видов — Calanus helgolandicus (и finmarchicus), Acartia clausi и Centropages typicus порядок величин тот же, что и у других исследователей с учетом поправки на температуру опыта (табл. 7.9). Однако для Acartia clausi скорость экскреции у Марокко значительно ниже, чем у Вильфранш-сюр-Мер*. В диапазоне температур 13—23°С температура, по-видимому, прямо связана со скоростью экскреции аммония при Q_{10} = 1,3 — 1,8, за исключением Acartia, у которой скорость экскреции с повышением температуры не увеличивается. Ниваль и др. также обнаружили, что скорость экскреции зависит от размера организма, но особенно от содержания белка в теле.

* Юго-восточное побережье Франции. — *Прим. пер.*

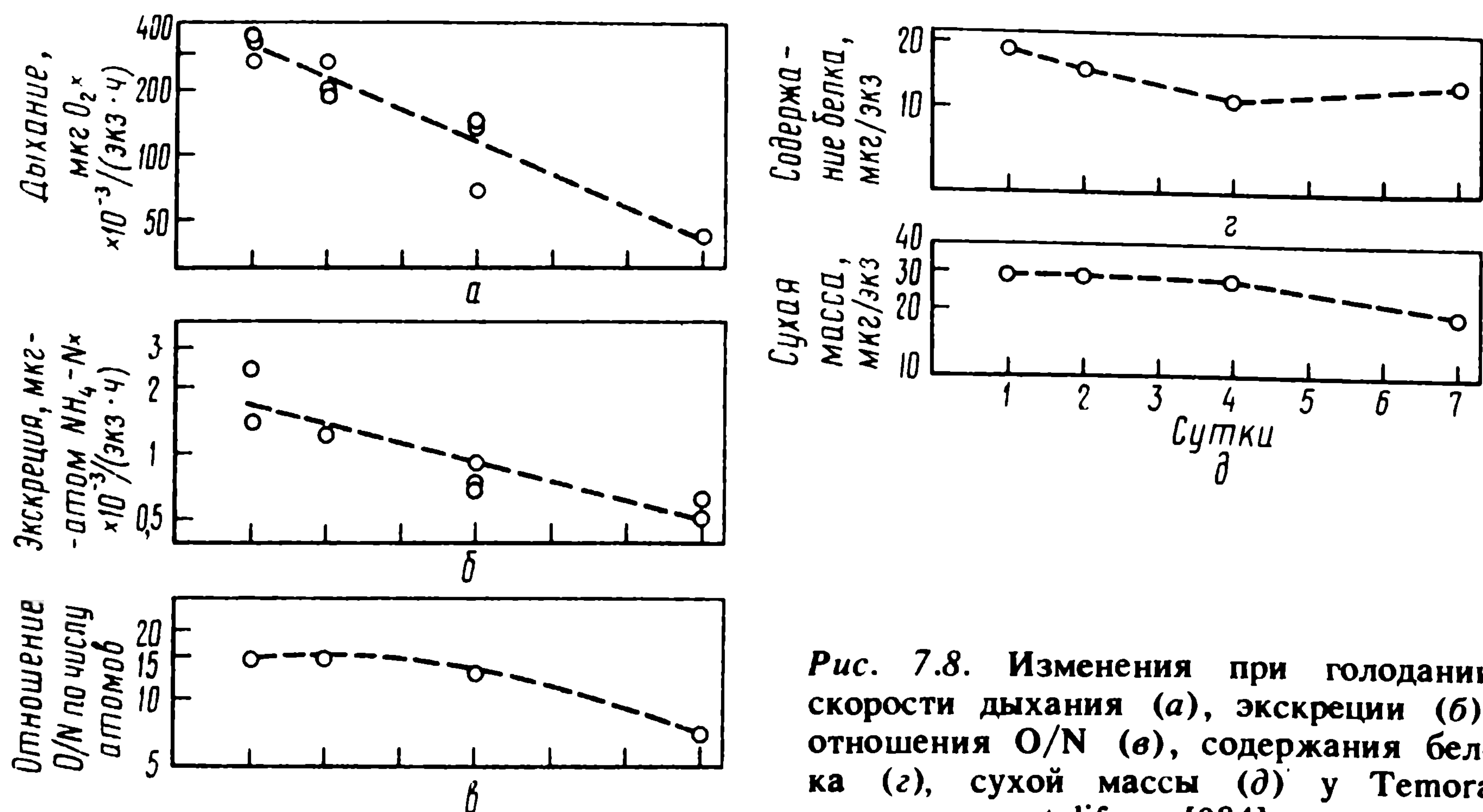


Рис. 7.8. Изменения при голодании скорости дыхания (*а*), экскреции (*б*), отношения O/N (*в*), содержания белка (*г*), сухой массы (*д*) у Temora stylifera [984]

Таким образом, у берегов Марокко копеподы выделяли около 14% белка тела в сутки, более или менее независимо от температуры.

Влияние голодания было исследовано в семисуточном опыте на копеподе Temora stylifera. Интенсивность дыхания и экскреции явно и закономерно уменьшалась. Масса тела оставалась примерно постоянной в течение первых 4 сут, а затем снижалась. Содержание белка уменьшалось в первые трое или четверо суток, и, хотя из рис. 7.8 видно, что впоследствии содержание белка не изменялось, результаты других опытов указывают на его непрерывное уменьшение. В начале эксперимента отношение O/N было равно 15, что соответствует хищному или, возможно, частично всеядному питанию. Хотя это отношение в течение первых нескольких дней голодания оставалось неизменным, впоследствии оно снижалось примерно до 7 (см. рис. 7.8). Ниваль и др. считают, что Temora способны поддерживать примерно нормальную интенсивность обмена в течение 3 или 4 сут голодания, после чего используют исключительно белок тела.

Анализ влияния на зоопланктон продолжительности периодов кормления и голодания может быть полезным для определения метаболического субстрата. Данные Икеды [629] по дыханию и экскреции у питающихся и голодающих животных использованы для исследования отношений O/N, O/P и N/P (рис. 7.9, 7.10, 7.11). Результаты, полученные на Calanus plumchrus, трудно интерпретировать. У Euphausia pacifica наблюдается отчетливое уменьшение отношения O/N при голодании, что указывает на интенсификацию использования белков тела. У Paracalanus низкие отношения N/P и O/P указывают на важную роль липидов в обмене. Высокие отношения O/N подтверждают такой вывод. Отношения O/N у хищников Pleurobrachia и Parathemisto всегда низки, особенно у питавшихся животных. Белок, по-видимому, важный и обычный субстрат окисли-

тельных процессов. При голодании изменения отношения N/P могут указывать на некоторое использование липидов.

На основании различий между зоопланктонными видами (включая виды из разных широт) по основным биохимическим составляющим тела (белкам и липидам) можно в какой-то мере судить о возможных пищевых запасах и субстратах. Икеда обнаружил значительные различия в содержании азота у исследованных видов зоопланктона с максимумом (около 13%) у нескольких разных таксонов. Некоторым основным группам ракообразных, а также хетогнатам и личинкам рыб свойственно высокое содержание азота. Минимум (0,4%) обнаружен у сальп. Отчетливой зависимости содержания азота в теле от широты местообитания не прослежено. Вместе с тем у бореальных видов содержание углерода в общем выше, чем у тропических; максимум — у Pseudocalanus превышает 65%. По отношению C/N в теле животного также можно судить об основных биохимических различиях. Так, высокое отношение C/N указывает на высокое содержание жира, а низкое (около 3) — на высокое содержание белка. Другие исследователи считают, что для зоопланктона это отношение постоянно (около 6) или колеблется в зависимости от вида от 4 до 11.

По данным Икеды, для многих видов отношение C/N составляет приблизительно 3 или 5, однако оно колеблется по широтам. Низкие значения, указывающие, что основным компонентом тела является белок, присущи видам теплых и умеренных широт. Хотя это же отношение свойственно приблизительно 50% бореальных и глубоковод-

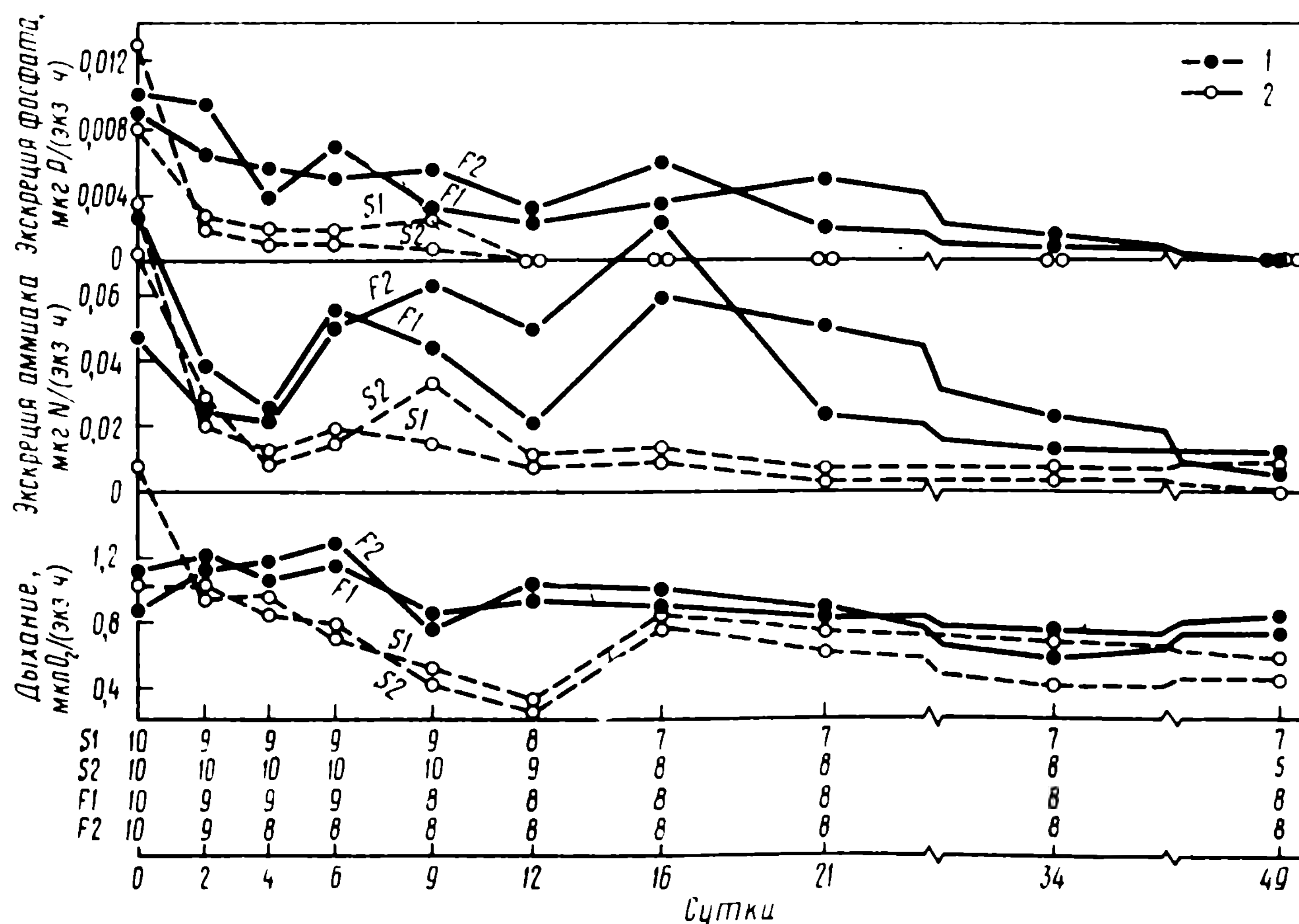


Рис. 7.9. Изменения скорости дыхания, экскреции аммиака и фосфата у Calanus plumchrus. В нижней части рисунка показана последовательная картина выживания (число копепод, оставшихся в живых) в сериях с питанием (*F1, F2*) и голоданием (*S1, S2*) [629]:

1 — животные питались; *2* — животные голодали

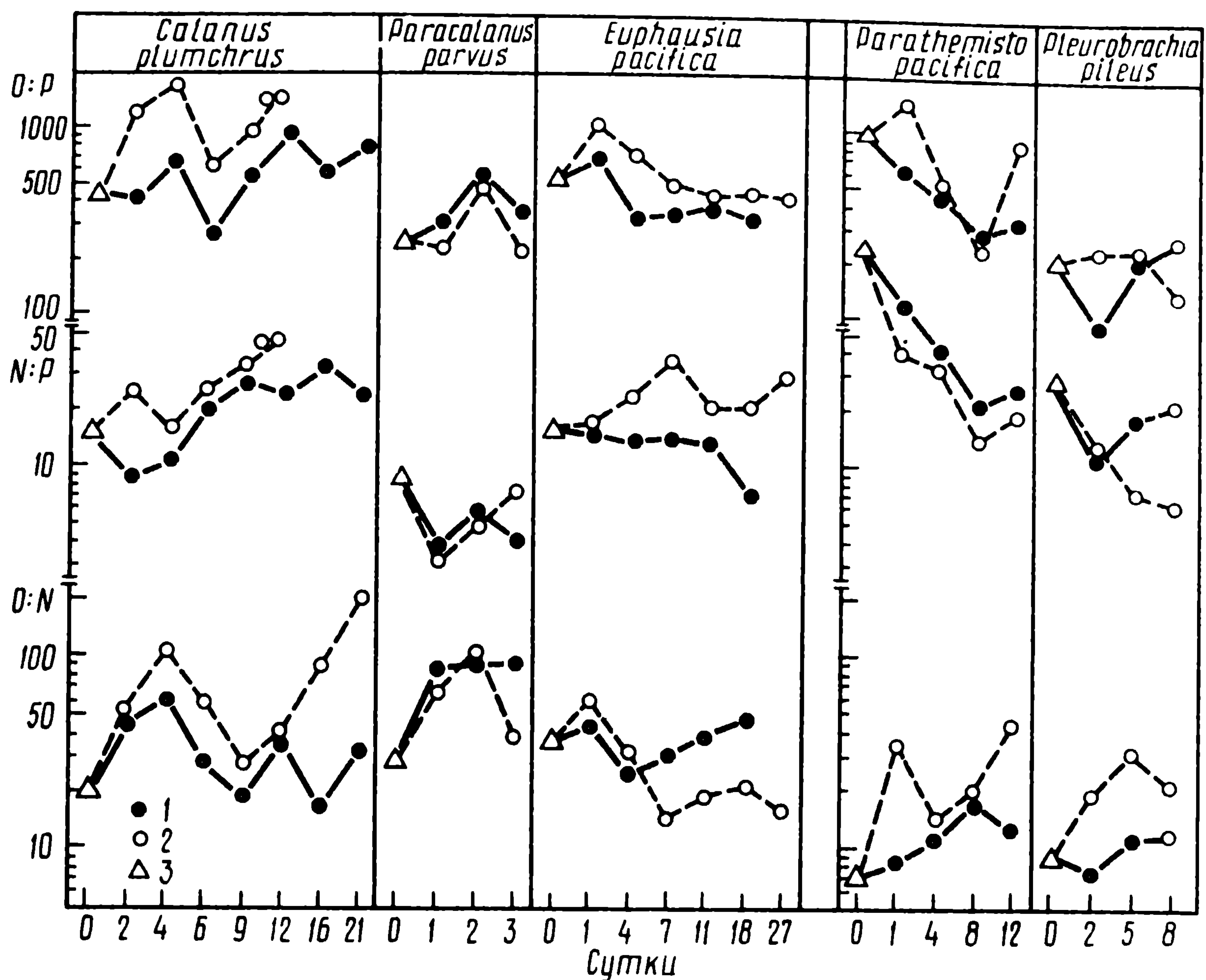


Рис. 7.10. Изменения средних значений отношений O/N, N/P и O/P, рассчитанные для зоопланктона по дыханию и экскреции аммиака и фосфата. Величины для голодавших P. pacifica получены по единственной серии (S2) в отсутствие каннибализма [629]:

1 — животные питались; *2* — животные голодали; *3* — начальные данные (нулевой день) для питавшихся и голодавших животных

ных видов, у остальных оно выше (10 и более). Это указывает на высокое содержание липидов, поскольку углеводов в зоопланктоне содержится очень мало [1099, 1105, 1116]. Для подтверждения общей точки зрения о том, что, несмотря на значительную вариабельность биохимического состава организмов высоких широт, из-за крайней изменчивости источников пищи у бореальных и многих глубоководных видов существует отчетливая тенденция запасать в больших количествах жир, Икеда приводит и некоторые другие характеристики (например, размер жировых капель). Ракуса-Сущевский и др. [1090] сообщают о высоком содержании у зоопланктона высоких широт жира, который может быть использован на метаболизм и размножение. Отмечена в целом отрицательная корреляция между отложением жира и температурой среды. Зоопланктон низких широт должен часто питаться и плохо переносит голодание.

При голодании биохимический состав бореальной копеподы Calanus cristatus изменяется (табл. 7.10). Хотя белок используется интенсивно, жира расходуется больше. Содержание углеводов незначительно и почти не изменяется. Эксперименты по голоданию некоторых видов показали, что, помимо основного уменьшения массы

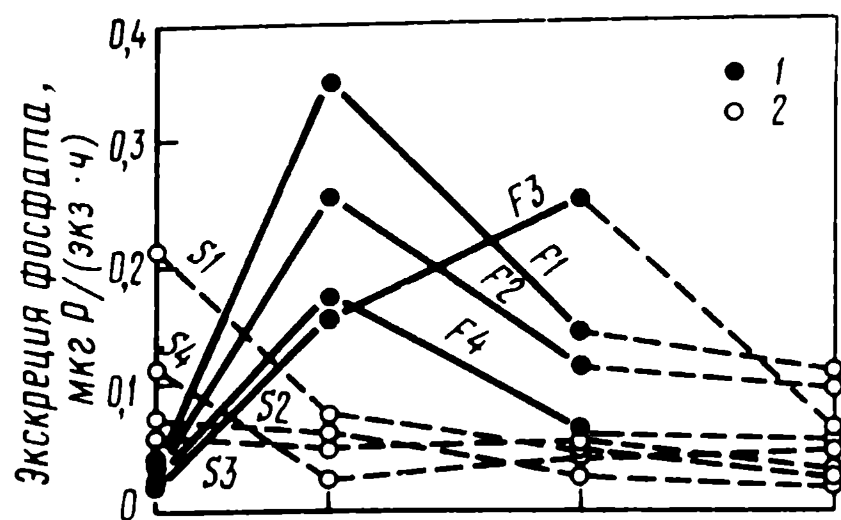
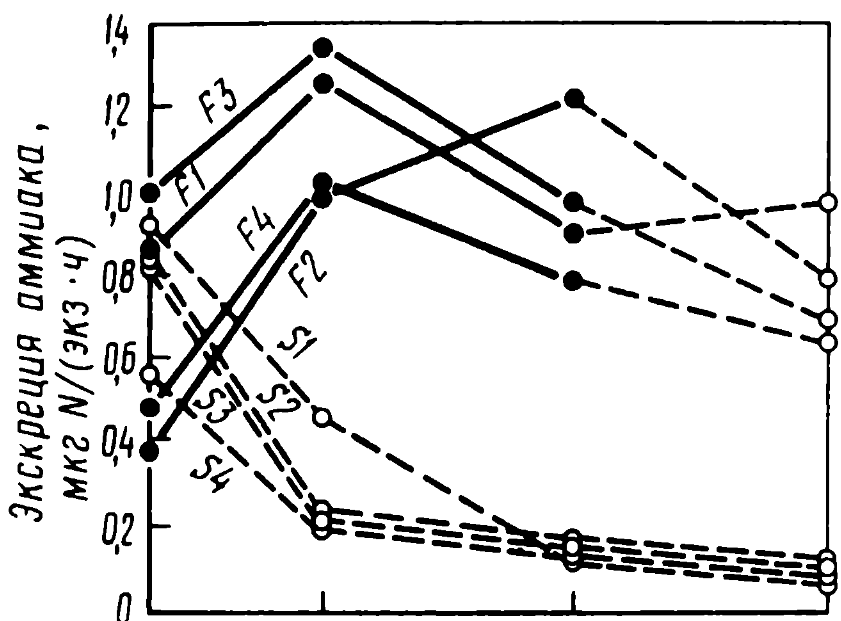
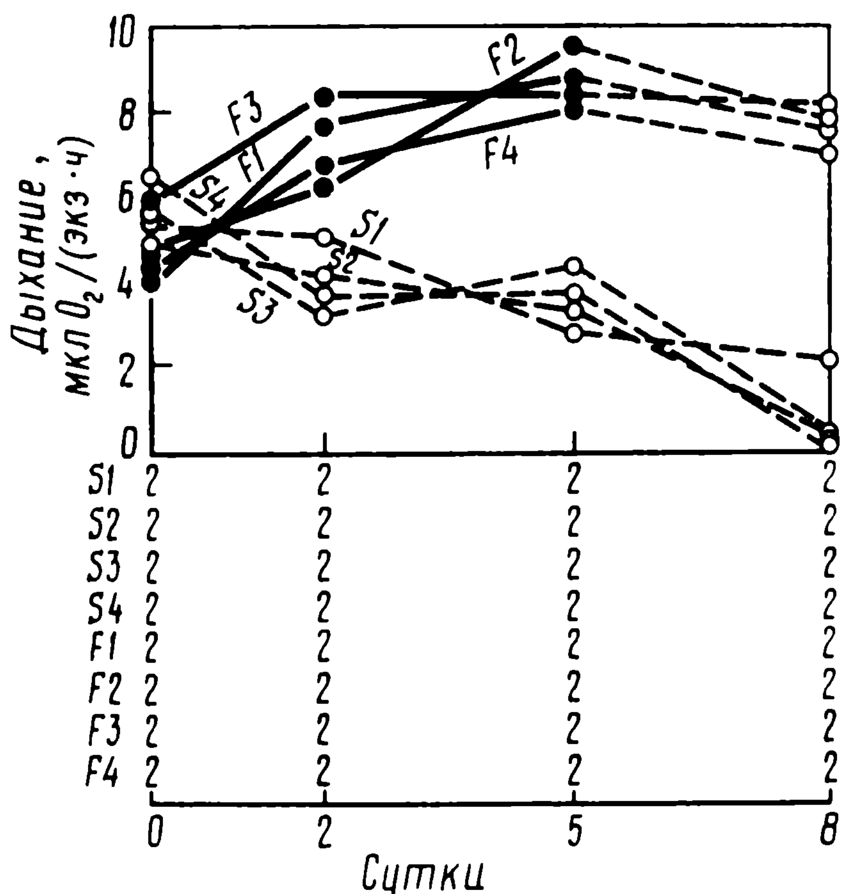


Рис. 7.11. Изменения скоростей дыхания и экскреции аммиака и фосфата у Pleurobrachia pileus. В нижней части рисунка представлены [629] последовательные изменения числа гребневиков, оставшихся в живых в сериях опытов с питанием (*F1*, *F2*, *F3*, *F4*) и голоданием (*S1*, *S2*, *S3*, *S4*): *1* — животные питались; *2* — животные голодали





тела, потери жира или белка частично зависят от первоначального содержания жира в организме и сезона. В общем, первыми интенсивно расходуются липиды и лишь после долгого голодания начинают использоваться белки. У животных с небольшими жировыми запасами (например, Acartia) белок участвует в метаболизме с самого начала голодания (см. табл. 7.10). Правда, у некоторых бореальных видов ощутимых запасов жира нет, но они являются преимущественно хищниками (например, хетогнаты) и полагаются на более постоянное присутствие пищи в высоких широтах. Для некоторых батипелагических видов жировой запас может служить энергетическим резервом, особенно у молодых стадий, пока у них не разовьется достаточная двигательная активность, чтобы добывать пищу. Образование относительно небольшого количества яиц с высоким содержанием липидов в желтке способствует выживанию молоди во время короткого ювенильного периода, когда они плохо переносят голодание.

К условиям высоких широт особенно хорошо приспособлен относительно крупный зоопланктон, способный запасать жир в больших количествах. Для зоопланктонных видов с «высокой скоростью оборота», которых обычно считают типичными для низких широт, характерны быстрый рост и достижение половозрелости при сравнительно небольших размерах; в теле этих видов откладывается сравнительно небольшой запас питательных веществ, а их жизненные циклы коротки [1164]. Животные с «низкой скоростью оборота»

*Таблица 7.10. Изменения сухой массы, общего содержания липидов, белков, хитина и углеводов (в мкг/экз) у беринговоморского Calanus cristatus (V стадия) при голодании** [628]

Дни голодания	Сухая масса	Зола	Липиды	Белки	Хитин	Углеводы
0	2203	308	474	1311±143	94±9	14±1
3	1599	355	218	931±125	82±12	12±3
7	1209	348	35	715±103	99±10	12±1
13	1218	308	108	696±129	91±11	14±2

* Средние по восьми определениям ± стандартное отклонение.

чаще встречаются в высоких широтах; для них характерны медленный рост, но крупные размеры при достижении половой зрелости и значительные резервы питательных веществ в теле; их жизненные циклы длиннее.

Советские исследователи часто используют для сравнения трофических уровней отношение продукции (*P*) к величине биомассы организмов данного трофического уровня (*B*) или величину продукции на единицу биомассы (*P*/*B*). В теплых водах кругооборот вещества происходит, как правило, быстро. Любая имеющаяся пища незамедлительно потребляется. Зоопланктон быстро размножается, жизненные циклы коротки; питательных веществ запасается мало, биомасса низка. Таким образом, величины *P*/*B* велики. В высоких широтах, наоборот, продукция фитопланктона весной — летом часто избыточна; зоопланктон хорошо питается и растет и накапливает в богатый кормом период значительное количество питательных резервов. В результате биомасса может возрастать, однако размножение обычно происходит довольно медленно. Таким образом, величины *P*/*B* могут быть низкими.

Для оценки величины суточной продукции вещества (*P*) на одном трофическом уровне необходимо знать число съеденных организмов, величину смертности и число организмов, переходящих на следующий трофический уровень за сутки, а также изменения биомассы к концу суток. Петипа и др. [1047] проанализировали перенос энергии в сообществе черноморского эпипланктона. Скорости размножения водорослей и дыхания зоопланктона (копепод) были найдены экспериментально, а для определения влияния параметров среды на скорость этих процессов использованы данные об освещенности, температуре, содержании питательных веществ и т. д. Суммарный прирост массы зоопланктона оценивался по разности массы в конце и начале стадии (например, между стадиями IV и III), деленной на среднюю продолжительность стадии, с учетом влияния температуры. Состав пищи и рационы зоопланктона определялись по содержимому кишечников и скорости переваривания пищи. С повышением трофического уровня *P* и *B* уменьшались, а отношение *P*/*B* в общем снижалось. Объектами исследования были в основном медленно растущие виды, расходующие повышенное количество

энергии на поимку добычи. Наблюдалось снижение экологической эффективности (эффективность переноса энергии с одного трофического уровня на другой за счет питания) примерно с 70% (первичные фитофаги) до 7% (хищники третьего порядка).

Пастернак [1978], изучавшая рост и метаболизм мизиды Neomysis mirabilis в лабораторных условиях и садках, выставленных в море, обнаружила, что чистая эффективность роста* с возрастом уменьшается. Удельные приросты также постепенно снижаются с возрастом, за исключением первых нескольких дней эксперимента, когда молодые мизиды адаптировались к условиям аквариума или садка и их смертность была высокой. Ранее Шушкина и др. [1264] исследовали продукцию планктона в близком к природному сообществе зоопланктона, изолированном в 140-литровом батометре, куда вносили фитопланктон, меченный ^{14}C. После экспозиции в течение ночи определяли радиоактивность фитопланктона, каждой группы зоопланктона (копепод, сагитт и одного вида амфипод), а также их биомассу. Продукцию на единицу биомассы (P/B) оценивали для разных групп с учетом усвояемости организмов с различным типом питания.

Икеда и Мотода [633] комментируют высокую величину годового P/B (0,035)** на шельфе восточной части Берингова моря, где преобладает мелкий зоопланктон, по сравнению с относительно низкими значениями для центральных океанических вод и района южнее Алеутских островов (соответственно 0,024 и 0,022). Годовая продукция зоопланктона в Беринговом море [6,0—18,2 г $C/(м^2 \cdot год)$] и в зоне течения Куросио [11,3—20,8 г $C/(м^2 \cdot год)$] близки между собой, что объясняется высокой величиной продукции в Беринговом море летом [40—121 мг $C/(м^2 \cdot сут)$].

Коновер и Лалли [272] приводят в качестве примера крылоногого моллюска Clione limacina — вида с широким ареалом, который способен до некоторой степени приспосабливать интенсивность метаболизма к высокой или низкой скорости оборота в зависимости от своего местообитания (северная или южная часть ареала). Они также считают, что способность этого высокоспециализированного хищника использовать в пищу почти всю жертву целиком, а также обходиться в течение нескольких недель без пищи дает ему определенные преимущества, хотя такие черты присущи не только специализированным хищникам. Мэзо [878] на основании результатов изучения изменений потребления O_2 и экскреции азота (NH_3) у четырех видов планктонных животных предположил, что размер животного и количество жировых запасов не только заметно влияют на длительность выживания при голодании, но и связаны с гибкостью метаболизма животных. У двух видов (Acartia и Sagitta) при голодании после начального снижения скорости потребления O_2 и экскреции NH_3 наступало более или менее стабильное состояние. В целом при голодании отношение C/N у Sagitta оставалось

---

* K_2 — *Прим. пер.*

** Имеется в виду среднесуточное значение P/B.— *Прим. ред.*

постоянным; расходовался в основном белок, но и содержание жир уменьшалось с довольно постоянной скоростью, так что соотноше ние белков и липидов оставалось неизменным. Основная часть те ряемого жира приходилась, по-видимому, на фосфолипиды, что нети пично. (Копепода Eurytemora, с которой тоже было проведено не сколько опытов, явно расходовала триглицериды, а не фосфолипи ды.) У Acartia картина биохимических изменений, по-видимому была сходной, хотя и не такой отчетливой, поскольку в опыт участвовали разные стадии развития. Больше всего расходовалос белка, который составляет 60—70% сухой массы тела, хотя в те чение шести дней голодания наблюдалось и постепенное уменьше ние содержания жира (примерно 25 мкг/сут).

В отличие от Acartia и Sagitta у Calanus, выживавшего при го лодании значительно дольше, сначала наблюдалось снижение потреб ления O_2, затем оно увеличивалось до некоторого промежуточ ного значения, а позднее в части опытов снова возрастало. Скорост экскреции аммиака в начале снижалась, а затем колебалась. Мэз считает, что Calanus, расходующий при голодании и жир, и белок использует в качестве субстрата метаболизма попеременно белки и липиды. Углерод теряется быстрее азота, а дыхательный коэффи циент был несколько ниже, чем у Acartia и Sagitta, т. е. для мета болизма был использован жир; однако в дальнейшем в обмене могли в основном участвовать белки. Для этих копепод характерна опре деленная гибкость в переключении с одного типа метаболизма на другой с целью максимального сохранения азота тела. Такое пере ключение могло бы объяснить результаты, полученные Икедой [629] на Calanus plumchrus, у которых в течение длительных перио дов голодания наблюдались колебания скорости экскреции азота В опытах Мэзо, когда субстратом метаболизма служили липиды использовались триглицериды и восковые эфиры, а не фосфолипиды

Большая часть приведенных выше данных об отношениях O/N была получена для животных, либо недавно пойманных в море, либо голодавших. Очень немного видов перед опытом длительное время содержали в лабораторных условиях. По данным Рива и др. [1135] отношение O/N у Sagitta hispida, которых содержали на более или менее натуральном зоопланктоне, примерно равно 7, что типич но для хищных животных. Фергюсон [402] содержала неритиче ских мизид Neomysis integer на разных видах пищи. У контроль ных животных, взятых непосредственно из моря, отношение O/N было равно 10. При кормлении природным детритом с некоторой примесью живых водорослей отношение O/N было явно ниже (10,5) чем при кормлении гепатопанкреасами крабов (16); однако оба результата показали, что субстратом метаболизма был отчасти бе лок. Имеются данные, что при кормлении природным детритом рачки выбирают живые клетки; большая часть углеводов, остающих ся в мертвом веществе, вероятно, представляет собой относитель но устойчивое «волокно». В гепатопанкреасах, вероятно, должн содержаться какое-то количество запасных углеводов и наряду белком некоторое количество липидов. В опытах с искусственно

пищей Фергюсон применяла каолин, пропитанный тремя разными пищевыми веществами: глюкозой и крахмалом (чистый углевод), олеиновой кислотой (чистый липид) и казеином (чистый белок). Отношения O/N для Neomysis, которых кормили этой пищей, были равны соответственно 91, 26,5 и 9,5. Очень высокое значение O/N для глюкозы с крахмалом подтвердило, что мизиды используют углеводы в качестве метаболического субстрата. На чисто жировой диете отношение O/N было ниже ожидаемого; возможно, что единственный доступный жировой субстрат — олеиновая кислота — ассимилировался с трудом, поэтому животные могли использовать и некоторое количество белка тела. На казеиновой диете очень низкая величина O/N подтвердила предполагаемое интенсивное использование белка.

АССИМИЛЯЦИЯ

Знание того, какая часть потребленной зоопланктоном пищи ассимилируется, важно не только с точки зрения физиологии отдельных видов, но и для оценки переноса пищи в морской экосистеме.

Усвояемость, или эффективность ассимиляции, обычно определяют как отношение количества усвоенной пищи (в единицах массы или в калориях) к количеству потребленной пищи (в тех же единицах), умноженное на 100.

Проведенные ранее полевые исследования [561, 1150] показали, что ежесуточно зоопланктон потребляет количество пищи, равное 1/2—1/3 его массы. Однако для восполнения метаболических затрат и роста требуется значительно меньше пищи (10—15%), следовательно, ее усвояемость относительно низкая (25—33%).

Обычно считается, что зоопланктонные фитофаги часто неполностью переваривают водоросли. Быстрое прохождение пищи через кишечник у таких активных фитофагов, как копеподы, и выделение зеленых фекальных комочков подтверждает эту точку зрения. Маршалл и Орр [845] предположили, что у быстро питающихся Calanus при высокой численности клеток водорослей время прохождения пищи может составлять всего 20 мин. Маршалл [841] подчеркивала, что эта скорость, по-видимому, максимальна, при этом выделяется около 12 фекальных комочков в час, Секигути [1242], указывает, что общее время прохождения пищи по пищеварительному тракту растительноядных копепод составляет 30 мин.

Хотя скорость выделения фекальных комочков и не позволяет точно определить скорость питания, Юрри [1345], а затем Коркетт и Макларен [275] показали, что при очень высоких концентрациях корма животные способны регулировать интенсивность выделения фекалий, это несколько противоречит концепции избыточного питания, выдвинутой Беклемишевым [110, 111], который предположил, что пиковые плотности фитопланктона приводят к снижению усвояемости; при очень высокой величине продукции количество фитопланктона значительно превосходит потребное для роста и поддержа-

ния жизнедеятельности фитофагов. Предполагается существование некоторого порогового уровня фитопланктона, выше которого наступает избыточное питание. Беклемишев полагал, что этот уровень составляет примерно 3 г/м^3, или около 390 мкг С/л. С учетом изменчивости биомассы и содержания углерода на клетку у разных видов получена другая оценка этой пороговой величины: 10^4—10^6 кл/л. Точка зрения Беклемишева основывалась на предположении, что скорость фильтрации у таких зоопланктонных фитофагов, как копеподы, не зависит от концентрации клеток, так что фильтрация продолжается непрерывно при любой их численности; питание происходит в значительной степени автоматически. Эта точка зрения противоречит более поздним теориям о влиянии концентрации клеток на скорость фильтрации и сведениям о различных способах питания (см. гл. 6).

Секигути [1242], отмечая обилие фитопланктона, копепод и фекальных комочков в водах залива Исе и Внутреннего моря Японии, указывает, что концентрация фекалий возрастает с увеличением плотности фитопланктона примерно до 5 мкг/л (по хлорофиллу), а затем снижается, свидетельствуя, что потребление пищи зоопланктоном достигло максимума, а избыточное питание отсутствует. Воды указанного района высокоэвтрофны, с очень высокими концентрациями фитопланктона, так что для мелких копепод (Acartia, Oithona и Microsetella) максимальный рацион легкодостижим. Таким образом, концентрация фекалий в воде и плотность хлорофилла (фитопланктона) прямо не связаны. Петипа [841] также полагает, что избыточное питание — важный фактор в морской экосистеме, поскольку суточные рационы копепод, оцененные по скорости уменьшения численности фитопланктона, составили 50—400% массы тела. Количество потребленной пищи оценивалось также по ее массе в кишечниках и скорости прохождения через пищеварительный тракт, а для мигрирующих копепод — по изменению размера жировых капель в теле, при этом предполагалось, что весь жир происходит из пищи и откладывается в виде капель.

Арашкевич [36], изучавшая ритмы питания остракоды Cypridina sinuosa, обнаружила, что единичная порция пищи, полностью заполняющая и раздувающая кишечник, составляет 25—30% массы тела (включая массу раковинки). Жировые запасы образуются в тканях по мере переваривания пищи в течение дня; они способствуют поддержанию плавучести и, вероятно, могут быть частично использованы как источник энергии, в том числе и для последующей миграции вверх (см. гл. 5). Хотя оценки суточных потребностей Calanus, приводимые Петипа, исключительно высоки, она считает, что избыточное питание возможно, особенно когда Calanus начинают откладывать яйца. Критические концентрации пищи, необходимые для начала избыточного питания, составляли 3 мг/л (сырая масса) для Prorocentrum и 5—12 мг/л для Nitzshia или Coscinodiscus. Однако Арашкевич и Цейтлин [38] утверждают, что, если пищевые резервы значительны, активное питание растительноядных копепод прекращается, и избыточное питание, по-видимому, отсутствует.

Важность интенсивности выедания подчеркивал Кушинг [301]. Такие копеподы, как Calanus, имеют очень высокие суточные пищевые потребности (примерно 50% массы тела) для удовлетворения метаболических затрат и трат на рост. Интенсивность питания у планктонных фитофагов очень высока. По данным Кушинга, в периоды массового цветения диатомовых количество пищи, поглощенное одним Calanus за сутки, может втрое превысить его массу.

Если питание избыточное, а усвояемость низка, это свидетельствует о неполном переваривании пищи планктонными фитофагами. Возникает вопрос о достаточности набора пищеварительных ферментов у растительноядных копепод для переваривания пищи. Исследований по этому вопросу очень немного, но Коновер [267], обобщив результаты ранее проведенных работ, утверждает, что набор ферментов достаточен для переваривания всех трех классов пищи. В более поздней работе указывается, что у копепод есть несколько эстераз, пептидаза и амилаза. По данным Ваккаро, в кишечнике фитофагов содержатся также бактерии, способные переваривать хитин и альгиновую кислоту; сходным образом, видимо, происходит и переваривание клетчатки. На основании изучения всеядной полупланктонной мизиды Neomysis integer Моллой [908] установил, что у некоторых представителей зоопланктона имеется широкий набор пищеварительных ферментов. В экстрактах кишечника были обнаружены протеазы, липазы, хитиназы, целлюлазы, эстеразы и амилазы. Буше и Самен [174] сообщили об активности амилазы в пищеварительных ферментах разных планктонных животных, включая некоторых копепод. Они описали полуавтоматический метод анализа активности амилазы и содержания белка у зоопланктона и связали ферментативную активность с содержанием азота в рационе [1209]. Самен и др. [1210] также продемонстрировали наличие у планктонных животных активности протеазы (трипсин) и амилазы и использовали относительную интенсивность двух типов пищеварительных ферментов для индикации хищного или растительноядного питания. Мэзо и Пуле [881] идентифицировали в популяциях копепод из вод Восточной Канады (Pseudocalanus minutus, Acartia clausi, Temora longicornis, Oithona similis и Eurytemora herdmani) несколько протеаз и карбогидраз.

Следовательно, имеются все условия для того, чтобы переваривание пищи у зоопланктона было достаточно полным. Возможно, однако, что при очень интенсивном питании пища проходит по кишечнику слишком быстро для адекватного переваривания, особенно в тех случаях, когда относительно высокое содержание золы, в частности в диатомеях, приводит к разбавлению или снижению эффективности ферментов. Кушинг считает, что растительноядные планктонные животные теряют водорослевый корм не столько из-за неполного переваривания, сколько из-за разрушения клеток в процессе их поедания.

Интенсивность разрушения клеток при поедании корма остается неопределенной. Маршалл и Орр [845] считают, что разрушение возможно. Петипа [841] наблюдала, как при разрушении калянуса-

ми крупных клеток часть их терялась. Коновер [265] также описал потерю 15% взвешенного углерода в процессе питания Calanus hyperboreus крупными клетками. Вышкварцева [1402] подтверждает, что каляноиды поедают мелкие клетки целиком, а крупные водоросли (например, некоторые виды Coscinodiscus) разрушают мандибулами, а затем проглатывают. Она приводит изображения клеток Coscinodiscus, поврежденных мандибулами Calanus glacialis при питании. Вышкварцева считает, что виды Calanus, распространенные в высоких широтах, способны разрушать крупные клетки, тогда как обитатели низких широт преимущественно заглатывают пищу целиком. Это могло бы объяснить некоторые различия, обнаруженные при изучении характера разрушения пищевых частиц. Коновер придерживается мнения, что арктобореальный вид Calanus hyperboreus частично разрушает крупные клетки диатомовых. Вместе с тем Корнер и др. [283], изучая питание британских видов Calanus крупными клетками Biddulphia, обнаружили лишь очень незначительное разрушение, хотя усвояемость была относительно низкой.

Хотя некоторые полевые наблюдения подтверждают теорию избыточного питания, трудно подобрать аналогичные данные, которые были бы получены в лабораторных экспериментах с адекватным контролем. Суточные пищевые потребности зависят не только от вида, но и от стадии развития. Паффенхофер [1005] наблюдал при выращивании Calanus helgolandicus в лаборатории, что у взрослых животных суточные пищевые потребности не очень отличались от полученных ранее другими исследователями, но потребности молодых стадий (в % массы тела) были гораздо выше. Например, у науплиев V стадии суточные потребности составляли по крайней мере 300% массы тела (см. выше). Таким образом, Паффенхофер доказывает, что при расчетах пищевых потребностей популяции фитофагов необходимо учитывать большие различия в потребностях разных стадий развития. Имеющиеся в настоящее время дополнительные данные о суточных пищевых потребностях разных стадий развития других видов (Temora, Acartia, Pseudocalanus) могут также помочь в расчете потребностей для смешанных популяций. Томазини и Мацца [1351] обнаружили, что, хотя скорость пищеварения у Centropages typicus и Acartia clausi возрастала с увеличением плотности клеток до оптимальной и потребление достигало значений, намного превосходящих наблюдаемые в море, скорость фильтрации часто снижалась и не была автоматической. Они считают, что скорость питания у копепод стабилизируется в зависимости от метаболических потребностей животных. Таким образом, избыточное питание маловероятно.

Проверка теории избыточного питания в лаборатории затруднительна, поскольку рассеяние результатов экспериментов часто очень значительно. Скорость пищеварения и соответственно скорость поглощения пищи в значительной степени зависят от сезона и температуры среды [881]. В большинстве ранних экспериментов несколько фитофагов (например, каляноид) помещали в одновидовую культуру водорослей определенной концентрации и затем опреде-

ляли количество съеденных клеток и выделенных фекалий. Проведение таких экспериментов осложняется тем, что на результаты влияют скученность животных, ограниченность объема сосудов, неточность подсчета клеток, особенно в низких концентрациях, как и в опытах по питанию фитопланктоном.

Однако самая серьезная трудность заключается в необходимости полного учета выделенных фекалий. Маршалл и Орр предложили другую методику оценки усвояемости — с использованием радиоактивной метки, обычно ^{32}P. Их результаты представляют большой интерес, поскольку, хотя в экспериментальных данных и наблюдается значительный разброс, полученные величины усвояемости в общем высоки и более или менее независимы от интенсивности питания, которая несмотря на изменчивость, периодически была очень высокой. Усвояемость зависела от вида пищи. Для диатомовых она почти всегда была высокой; для четырех видов, например, усвояемость всегда превышала 50% и обычно была выше 80% [846]. При питании динофлагеллятами усвояемость также была высокой — всегда выше 60%, обычно превышала 80%, иногда — 90%. Для некоторых исследованных жгутиковых усвояемость была очень высокой (даже выше 90%), однако разброс данных и здесь значителен.

Для весьма небольшого числа видов жгутиковых (Chromulina, Dicrateria и Chlorella) усвояемость была очень низкой. Ранее отмечалось, что эти виды неэффективны как корм для Calanus; в самом деле, Chlorella в значительной степени не переваривается. При питании Skeletonema, которая в большом количестве потребляется в период весенней вспышки, несмотря на значительный разброс, усвояемость в целом была очень высокой (62—87%). Интересно также, что при питании диатомеями Chaetoceros, даже когда выедание было весьма интенсивным, а фекальные комочки образовывались каждые 5—6 мин, сохранялась очень высокая усвояемость (более 80%). Несмотря на то что экспериментам с использованием ^{32}P могут быть присущи определенные ошибки, другие опыты с использованием в качестве метки ^{14}C подтвердили в общем высокие величины усвояемости. Вероятно, любая методика с использованием биологически активной метки может быть подвергнута критике, поскольку часть ассимилированного изотопа может быть утеряна в процессе дыхания и экскреции. Другие трудности, особенно связанные с рециркуляцией и метаболическими пулами, рассмотрели Коновер и Френсис [270].

Несмотря на это, некоторые исследователи успешно применяли радиоактивные метки для оценки усвояемости. Так, Бернер [121], используя ^{32}P при изучении копеподы Temora, подтвердил высокую усвояемость (50—98%); еще шире применяется ^{14}C. Коркетт и Макларен [275] приводят небольшой ряд данных, свидетельствующих, что Pseudocalanus не очень эффективно переваривают динофлагеллят Gymnodinium kowalewskii и Peridinium trochoideum; величины усвояемости составляли соответственно всего 38 и 24%. На других видах корма, включая детрит из Platymonas, усвояемость

была выше (71%), а диапазон для большинства предложенных видов корма составлял 53—82%. Однако ввиду в целом низкого и непостоянного потребления пищи и высокой доли радиоактивного углерода, теряемого при дыхании, по сравнению с остающимся в тканях различия в усвояемости разных видов корма могут быть незначительными.

Корнер [276] использовал метод постоянного протока для оценки усвояемости как отношения количества общего извлеченного углерода к его содержанию в фекалиях. В его опытах с Calanus helgolandicus усвояемость была высокой (74—91%). Муллин [940] для оценки усвояемости применял, по существу, метод полного учета фекалий, но оценивал результаты по содержанию углерода. Он получил очень широкий диапазон величин усвояемости, причем несколько значений были низкими. Тагути и Исии [1307] по сухой массе и содержанию углерода нашли, что для Calanus cristatus и Calanus plumchrus усвояемость составляла соответственно 75 и 85%.

Коновер [263—266] разработал другую методику, получившую название «метод отношений». В соответствии с этой методикой для оценки усвояемости необходимы только пробы пищи и фекалий. В пробах последовательно определяется содержание органического вещества и золы. Зная эти величины, усвояемость U рассчитывают по следующей формуле:

$$U=\frac{F'-E'}{F'(1-E')},$$

где F' — содержание органического вещества в пище; E' — содержание органического вещества в фекалиях.

$$F'=\frac{(E-A_f)}{F} \quad \text{и} \quad E'=\frac{(E-A_e)}{E},$$

где F и A_f — соответственно сухая масса пищи и масса золы; E и A_e — соответственно сухая масса фекалий и масса золы в фекалиях.

При использовании метода отношений принимаются следующие допущения: органическое вещество и зола потребляются в той же пропорции, что и сама пища; потери пищи из-за отрыгивания или других процессов, кроме образования фекалий, отсутствуют; количество золы в процессе пищеварения остается постоянным. Для проверки точности метода в пищу добавляется инертное вещество (например, оксид хрома). Коновер доказал, что для растительноядного зоопланктона метод отношений дает достаточно точные результаты; сравнение прямого метода и метода отношений дало удовлетворительные результаты. Несмотря на то что при кормлении Calanus hyperboreus диатомовыми Коновер [264] иногда получал низкие величины усвояемости, они практически никогда не были ниже 40%, и, хотя в более поздних исследованиях [265, 266] разброс величин был значителен (встречались и низкие значения), в целом усвояемость была сравнительно высокой, например 60—65% для трех видов диатомовых. На некоторых видах корма (Thalassio-

sira fluviatilis, Exuviaella, Dunaliella) максимальная усвояемость превышала 80%.

Усвояемость зависела от вида водорослей, хотя Маршалл и Орр [845] ранее показали, что при питании многими диатомовыми и динофлагеллятами усвояемость почти одинакова. Коновер считает, что усвояемость не должна резко колебаться, за исключением случаев, когда в пище содержатся очень устойчивые к перевариванию вещества. В любом случае различия в точной величине усвояемости разных видов корма не были вполне постоянными. Однако наблюдалась четкая зависимость между усвояемостью и содержанием золы даже для одного и того же вида корма; с увеличением зольности усвояемость снижалась. Коновер полагает, что толстая клеточная стенка может предохранять клетки от действия пищеварительных ферментов или инертная зола каким-то образом (возможно, путем абсорбции) воздействует на ферменты. Результаты Коновера показывают, что ни температура, ни возраст культуры, ни концентрация клеток водорослей не влияют на усвояемость у Calanus hyperboreus. Отсутствие какой-либо четкой зависимости между концентрацией пищи и усвояемостью, а также высокие значения усвояемости, отмеченные для многих видов корма, свидетельствуют против гипотезы избыточного питания.

Выше упоминались исследования, в которых при оценке усвояемости по содержанию азота и по методу отношений были получены относительно высокие значения (54—68%; среднее 61,7%) при кормлении Calanus водорослью Skeletonema [282]. Оценки усвояемости, выполненные Батлером и др. [206] для пойманных в море весной Calanus на основе содержания азота и фосфора, перешедших в ткани, экскретированных и потерянных с фекалиями, дали высокие величины (77% по фосфору, 62% по азоту). Хотя Корнер и др. [283] при кормлении калянуса биддульфией получили более низкую усвояемость (40% по фосфору, 34% по азоту), чем при кормлении природным фитопланктоном, отходов при питании не выявлено. Причина низкой усвояемости при поедании Biddulphia до сих пор не выяснена, но, по-видимому, зольность здесь ни при чем. Возможное объяснение содержится в более поздней работе Сарджента и др. [1219], которые изучали ассимиляцию калянусом липидов Biddulphia sinensis. Копеподиты V стадии и самки потребляли липиды быстро и в значительных количествах; у копеподитов V стадии основная масса липидов откладывалась в форме восковых эфиров, а у самок в равных количествах накапливались триглицериды и восковые эфиры.

Хотя усвояемость липидов прямо установить невозможно, поскольку жирность фекалий не определялась, оценка количества отложенного жира показывает, что минимальная усвояемость для копеподитов V стадии и самок составляет соответственно 60 и 64%, что сходно с усвояемостью углеводородов (60%). Таким образом, усвояемость липидов значительно выше, чем азота (34%), однако, как указывает Сарджент с соавторами, это не обязательно свидетельствует о том, что жир абсорбируется в кишечнике эф-

фективнее, чем белок. Для синтеза жира могут использоваться углеродные скелеты, остающиеся после дезаминирования аминокислот белка пищи. Синтез жиров, вероятно, осуществляется и на основе других веществ (например, углеводов).

Итак, несмотря на несколько противоречивые данные, можно с уверенностью утверждать, что усвояемость пищи у растительноядных каляноид достаточно высока. Тем не менее в экспериментах часто наблюдается выделение зеленых фекальных комочков и есть даже сообщения об успешном выведении культур водорослей из жизнеспособных клеток, выделенных с фекалиями. Число таких жизнеспособных клеток, вероятно, крайне мало, и их доля в общем объеме растительного корма незначительна. Коновер считает, что зеленый цвет фекалий может скорее указывать на наличие частично переваренного хлорофилла (феофитинов), чем на действительно непереваренные клетки.

Ласкер [732] изучал усвояемость у других видов планктонных животных, кроме копепод. В непродолжительных опытах с кормлением Euphausia pacifica одноклеточными водорослями, меченными ^{14}C, он получил очень высокие величины усвояемости, как правило, превышавшие 90%. Когда эвфаузиид кормили науплиями артемии, меченными ^{14}C, усвояемость также была высокой (66—95%, в среднем 84%), хотя и предполагалось, что пищи не во всех опытах было достаточно для удовлетворения всех метаболических потребностей. В экспериментах по избирательности питания Euphausia явно предпочитали животную пищу, жгутиковые и динофлагелляты отфильтровывались охотнее диатомовых. При линьке интенсивность питания снижалась.

Фергюсон [402] изучала эффективность ассимиляции у полупланктонной мизиды Neomysis integer. Рачков содержали в лаборатории на разных видах корма, включая фитопланктон, животную пищу и детрит. Усвояемость была высокой и при кормлении некоторыми диатомовыми превышала 80%, однако наблюдались видовые различия; например, усвояемость Skeletonema была ниже, чем Coscinodiscus. Особенно высокая усвояемость получена на животной диете (примерно 90% при кормлении мертвыми мизидами). Вероятно, существенно, что эти животные в природе являются каннибалами и мусорщиками. При кормлении детритом усвояемость была низкой. К этому виду корма относились: «искусственный» детрит, получаемый из дегенерировавшей в темноте культуры одноклеточных водорослей; «естественный» детрит, который брали в местном биотопе, и смешанный «ковер» из водорослей, собранный из аквариума и содержавший мертвое органическое вещество и живые клетки (рис. 7.12, 7.13).

Исследовалась также зависимость усвояемости от основных пищевых компонентов. Фергюсон предоставляла Neomysis выбор между животной и растительной пищей, для которой был установлен основной биохимический состав. Ассимиляция углеводного компонента рациона была высокой (75—80%) и на животной, и на растительной пище, однако наиболее высокая усвояемость отмечалась

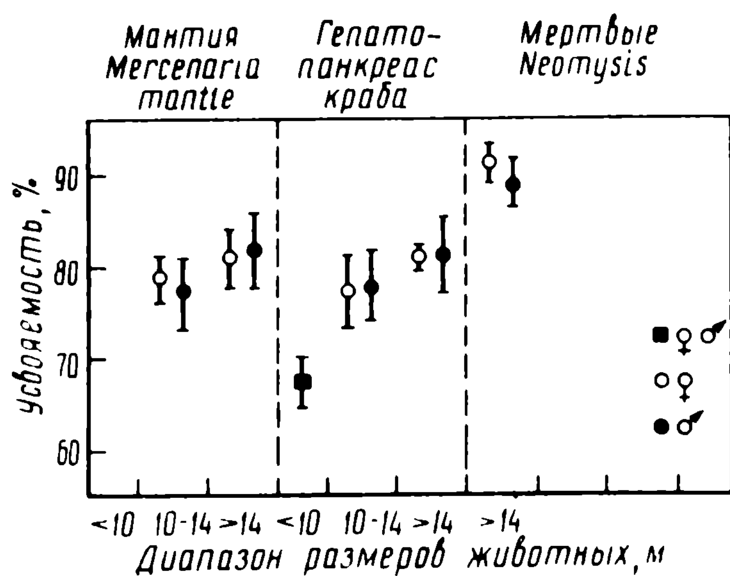


Рис. 7.12. Усвояемость животного корма у Neomysis integer [402]

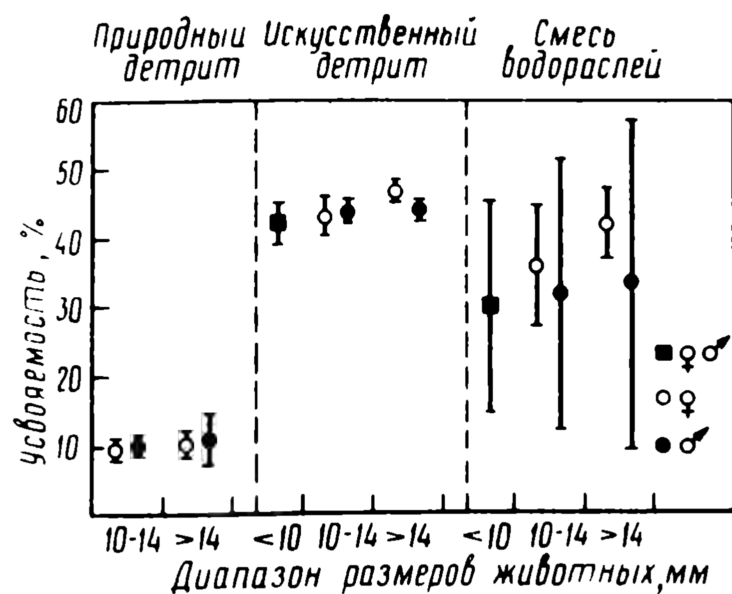


Рис. 7.13. Усвояемость детрита и смеси водорослей у Neomysis integer. Вертикальными отрезками обозначены $\pm 2k$ стандартной ошибки средней [402]

при поедании мертвых мизид с самым низким содержанием углеводов. Ассимиляция белка также была высокой (75—90%); максимальная усвояемость зарегистрирована при питании мертвыми мизидами. Ассимиляция липидов в целом была высокой для разных видов корма (обычно выше 80%). Хуже всего усваивались все три компонента диатомеи Skeletonema (примерно 65%).

Изменение солености не влияет или почти не влияет на усвояемость у Neomysis. Колебания температуры не вызывали отчетливых изменений усвояемости; температура в основном влияла на интенсивность потребления пищи. У зрелых самок мизид усвояемость временно уменьшалась при выходе молоди, то же самое отмечено при линьке.

По данным Альвареса и Меттьюса [19], усвояемость у преимущественно хищной копеподы Chiridius armatus высокая. Среднее значение для самок, питавшихся науплиями Artemia, составляло 90%, а при питании смешанным зоопланктоном — 95%. Авторы указывают, что в кратковременных экспериментах часто не учитываются ростовые потребности и потребление неорганического вещества. Так, в некоторых опытах Коновера с Calanus hyperboreus наблюдался значительный рост, хотя усвояемость была довольно низка. У ракообразных, не линяющих во взрослом состоянии, усвояемость необходимо рассматривать отдельно для неполовозрелых и половозрелых стадий. У неполовозрелых стадий неорганические компоненты пищи могут быть ассимилированы в теле, особенно в связи с формированием экзувиев. У взрослых особей в основном происходит перенос только ассимилированного органического вещества пищи преимущественно к яичникам. Альварес и Меттьюс считают, что именно этим объясняется то, что в их опытах усвояемость была в общем выше, чем у других исследователей (около 70% для Exuviaella и 85% для Skeletonema).

В свете результатов Фергюсон, Коновера и Лалли [272] необходимо рассмотреть вопрос об увеличении усвояемости при кормлении животной пищей. Важным фактором здесь может быть зольность (см. ниже). Рив и Уолтер [1134] показали, что эффектив-

ность пищеварения у гребневика Mnemiopsis при кормлении Acarti
сравнительно высока (около 74%) и того же порядка, что у хетогна и растительноядного зоопланктона, однако концентрация пищи в эксперименте не должна превышать 100 экз/л. При более высоких концентрациях (до 1000 экз/л) гребневики отрыгивают большую часть пищи, которая оказывается поэтому лишь частично переваренной и покрытой излишней слизью. Усвояемость при этом резко варьирует, но в среднем составляет 20%.

Фергюсон, работавшая с Neomysis, показала, что между зольностью и усвояемостью существует обратная зависимость, это подтверждает выводы Коновера [265] для Calanus. Высокая усвояемость животного корма, особенно мяса мизид, скорее свидетельствует о «пригодности» биохимического состава животной пищи, чем только о легкости переваривания (ср. гипотезу о специфическом динамическом действии пищи). Данные Фергюсон о зависимости усвояемости от биохимического состава поддерживают это предположение.

Из результатов относительно немногочисленных исследований в общем пока не вполне ясно, насколько внешние факторы (температура, соленость, концентрация и качество пищи) влияют на усвояемость пищи зоопланктоном наряду с такими «внутренними» факторами, как стадия развития, размер тела, линька, пол и стадия зрелости. Большинство данных указывает, что, как ранее обнаружил Коновер для Calanus hyperboreus, концентрация пищи не является решающим фактором. Так, Сущеня [1304] установил, что ассимиляция непосредственно определяется концентрацией корма до достижения максимального рациона, а усвояемость не зависит от концентрации пищи, пока она не приблизится к обеспечивающей максимальный рацион. Сущеня получил для Artemia следующую зависимость: $A = 0{,}66R$ (A — усвояемость; R — рацион), т. е. усвояемость практически постоянно равна 66% до достижения максимальной ассимиляции. У некоторых видов планктонных животных при очень высоких концентрациях пищи возможно уменьшение степени ассимиляции.

Коспер и Рив [287] указывают, что валовая эффективность роста зоопланктона часто высока и значительная доля ассимилированной пищи используется на метаболизм, а поэтому усвояемость обязательно должна быть высокой. В целом, значения, полученные для планктонных животных, питающихся взвесью, подтверждают этот вывод. Данных по усвояемости у хищного зоопланктона мало. Помимо высоких значений, полученных Фергюсон, Альваресом и Меттьюсом, а также Ласкером для Euphausia pacifica (84%), Коспер и Рив [287] приводят для Sagitta hispida, которых кормили копеподами, величину усвояемости примерно 80%. Sagitta, видимо, ассимилирует из корма разное количество минеральных веществ, так что для этого вида метод отношений Коновера непригоден и дает в общем заниженные величины. Sagitta питается достаточно крупными пищевыми частицами по сравнению с пищей растительноядных животных, однако размер пищи не влияет на усвояемость.

Коновер и Лалли [272] изучали питание гимносоматного крылоногого моллюска Clione limacina текосоматным крылоногим моллюском Limacina (Spiratella) retroversa. Сначала они установили зависимость между размером (диаметром раковины) Limacina и содержанием в них углерода и азота, так что количество съеденных лимацин можно было выражать в единицах массы углерода или азота. Когда Clione питаются Limacina, образуется очень мало фекалий, что свидетельствует об эффективной утилизации пищи. Анализ содержания углерода и азота в небольшом количестве образовавшихся фекалий позволил определить усвояемость. Она оказалась исключительно высокой — минимум 95% для углерода и почти 100% для азота.

Корнер и др. [285] также изучали усвояемость при хищном питании. Они описали методику определения усвояемости по азоту, не требующую сбора и анализа фекальных комочков. Усвояемость вычисляется с помощью следующих уравнений:

$$I = G + T + E;$$

$$AI = G + T$$

или

$$A = \frac{G}{I} + \frac{T}{I},$$

где I — суточный рацион по азоту; G — прирост по азоту тела; T — количество экскретированного азота; E — содержание азота в фекалиях; A — усвояемость.

Если валовую эффективность роста K_1 (см. ниже), эквивалентную отношению G/I, выразить в единицах массы азота и вычислить отношение количества экскретированного азота к количеству потребленного азота T/I, можно найти усвояемость A.

По данным Корнера и др., при кормлении Calanus helgolandicus живыми науплиями Elminius усвояемость была очень высока, как и для некоторых других хищных видов зоопланктона. При достижении максимального рациона усвояемость составляла примерно 90%. Величина рациона явно влияла на усвояемость, в целом ассимиляция варьировала от 80 до почти 100%. Значительно более низкие величины усвояемости у Calanus при кормлении растительной пищей (около 60% или меньше) подчеркивают «пригодность» животного корма. Основной биохимический состав животной пищи, по-видимому, обеспечивает снижение энергетических затрат на пищеварение и абсорбцию. Высокое содержание золы в фитопланктоне также может снижать эффективность пищеварения.

Возможно, что при переходе с растительного рациона на животный и при изменениях концентрации пищи некоторые планктонные животные способны регулировать свои ассимиляционные способности. Хорошо известная пятнистость распределения планктона предполагает, что способность планктонных животных регулировать интенсивность питания и ассимиляции в соответствии с сезонными колебаниями биомассы планктона, особенно в неритических зонах, может дать им значительный выигрыш. Мэзо и Пуле [881] обнаружили линейную зависимость между интенсивностью

питания и количеством доступной пищи у пяти обычных неритических копепод залива Бедфорд (Pseudocalanus minutus, Oithona similis, Acartia clausi, Temora longicornis и Eurytemora herdmani). У этих животных интенсивность питания изменялась в течение относительно продолжительных периодов времени (недели или месяцы), хотя кратковременные эксперименты показывают обычную картину «насыщения» при достижении максимальных рационов. Для некоторых пищеварительных ферментов (протеаз и карбогидраз) копепод установлена сезонная адаптация к доступному типу пищи. Количество пищеварительных ферментов линейно зависело от сезона. Наблюдалась также адаптация к биохимическому составу пищи. В июне, когда белка в пище содержалось относительно много, высокое сродство фермента кислой протеазы (низкая константа полунасыщения) указывало на адаптацию копепод к более богатой белком диете. В конце июля, наоборот, высокая константа полунасыщения протеазы отражала высокое содержание в пище углеводов. Изменение с течением времени первоначального наклона кривой насыщения также свидетельствует о значительной реактивности всех четырех исследованных ферментов.

СКОРОСТЬ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ РОСТА

Если общее количество пищи, потребленное животным, обозначить C, то

$$C = G + M + R + E + F,$$

где G — рост; M — дыхательный метаболизм; R — размножение; E — растворимые экскреты; F — фекалии (рост у ракообразных должен включать линьку).

В относительно немногочисленных исследованиях энергетического бюджета у морского зоопланктона E и F не всегда разделяют. Тогда для не активно размножающихся животных

$$C - F = G + M.$$

Это означает, что без учета размножения избыток потребленной пищи, превышающий метаболические потребности, может расходоваться на рост. Энергетические бюджеты могут быть рассчитаны в калориях, хотя обычно рост определяют как изменение массы (ΔW) или длины тела. Таким образом

$$\frac{\Delta W}{t} = C - M^*,$$

где t — время.

Исходя из этого, эффективность использования потребленной пищи на рост равна

$$\Delta W / tC$$

* Неясно, на каком основании автор исключил из уравнения член F. — *Прим. пер.*

Эту величину обычно называют валовой эффективностью роста и часто обозначают K_1. Если A — количество ассимилированной пищи, которое иногда называют «физиологически полезным рационом» и определяют как

$$A = C - F,$$

то W/tA — оценка скорости роста в зависимости от количества ассимилированной пищи, называемая чистой эффективностью роста, обозначаемая K_2.

Для конкретного вида чистая эффективность роста должна быть выше валовой эффективности, однако в целом для зоопланктона валовые эффективности роста могут быть достаточно низки, так как из исследований по калянусу следует, что большая часть потребленной пищи расходуется на окислительный метаболизм. Тем не менее у некоторых видов планктонных животных при оптимальных условиях среды, особенно при большом количестве пищи, скорость роста может быть высокой.

Муллин и Брукс [943, 944, 945] изучали скорость и эффективность роста у растительноядного зоопланктона. Они выращивали копепод Calanus pacificus и Rhincalanus nasutus в лаборатории и измеряли (по углероду) количество потребленной пищи, массу тела разных стадий развития рачков и скорость дыхания.

Рост приблизительно описывался следующим уравнением:

$$W_t = W_0 e^{kt},$$

где W_0 и W_t — начальная и конечная масса (по углероду); t — время, сут.

Несмотря на то что рост копепод прерывистый из-за дискретной серии линек, между линьками, вероятно, масса все же увеличивается.

Как показали предшествующие опыты [943] с Rhincalanus, содержание углерода на единицу сухой массы возрастает с увеличением размеров тела, что, вероятно, отражает накопление жира перед началом полового созревания. Скорость роста, по-видимому, зависит от температуры и концентрации пищи (возможно, лишь до достижения максимального рациона). Муллин и Брукс [943] наблюдали, что скорость роста (k) с возрастом снижалась. Для трех основных периодов развития Rhincalanus суточная скорость роста составила: от науплиев I до копеподитов II стадии 0,24; от копеподитов II до копеподитов IV стадии 0,17, от копеподитов IV до VI стадии самок 0,12. Эти значения k не учитывают потерь углерода с линочными шкурками при линьке, которые составляют примерно 10% углерода тела. Результаты не были неожиданными; для многих животных характерно снижение темпа роста с возрастом. Среди немногих изученных видов зоопланктона у некоторых имеется отчетливый максимум размеров; другие виды, например Sagitta hispida, продолжают медленно расти даже в относительно старом возрасте (см. рис. 7.14). Однако характер зависимости между возрастом и ростом иногда может быть сложным, поскольку для некоторых ракообразных характерны постоянное число стадий развития и отсут-

ствие линек во взрослом состоянии (например, у копепод), в то время как другие (например, эвфаузииды) продолжают линять в течение всей жизни. Даже если во взрослом состоянии длина тела остается неизменной, созревание гонад может приводить к увеличению массы тела.

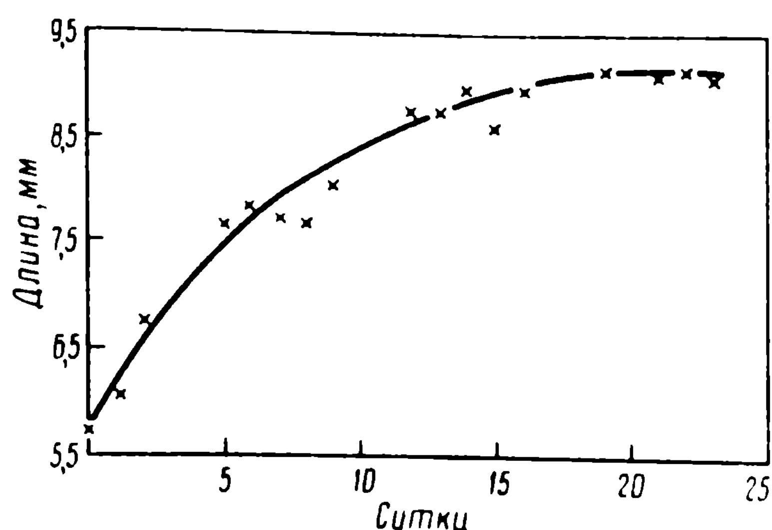


Рис. 7.14. Скорость роста Sagitta hispida при 21°C [1127]

Муллин и Брукс [945], содержавшие Calanus pacificus на Thalassiosira и Gymnodinium от науплиев I стадии до копеподитов IV, показали, что, как и предполагалось, при уменьшении концентрации корма, особенно ниже 200 мкг С/л, продолжительность развития удлиняется. Однако общее количество пищи, потребленной за весь период, снижалось, если концентрация корма была ниже 300 мкг С/л; при этом уменьшалась средняя масса копеподитов IV стадии. Явных свидетельств уменьшения валовой эффективности роста при низких концентрациях корма нет, но есть указания на существование обратной зависимости между общим потреблением пищи и валовой эффективностью роста (рис. 7.15). При низких концентрациях эффективность была высокой и животные достигали определенной стадии развития при более мелких размерах. При низких концентрациях пищи высокие величины чистой и валовой эффективности у копепод достигаются (в определенных пределах) путем метаболической компенсации. Если усвояемость не зависит от концентрации пищи, как было показано ранее, вопрос о более эффективной усвояемости корма при низких его концентрациях отпадает. При уменьшении количества доступного корма развитие замедляется, снижаются темп роста и плодовитость.

Муллин и Брукс содержали Rhincalanus nasutus и Calanus pacificus на двух водорослях Thalassiosira и Ditylum, однако для калянуса имеются данные только по талассиозире, поскольку его науплии Ditylim не потребляли. Обе копеподы предпочитали более крупные пищевые частицы. У обоих видов с возрастом темп роста замедляется (рис. 7.16), за исключением случаев, когда ринкалянуса кормили талассиозирой при 15°C (табл. 7.11). В целом Thalassiosira оказалась менее пригодной пищей для Rhincalanus: науплии росли и поедали корм медленнее. Однако ни температура, ни вид пищи не оказывали явного влияния ни на размер (по содержанию углерода), ни на отношение C/N в теле. Сравнение коэффициентов экспоненциального роста k в уравнении $W_t = W_0 e^{kt}$ для трех основных периодов развития от науплиев I до копеподитов I стадии, от копеподитов I до копеподитов IV стадии и от копеподитов IV до копеподитов VI стадии (см. табл. 7.11) показывает, что на Thalassiosira Calanus явно росли лучше, чем Rhincalanus. У обоих видов рост с возрастом в общем замедлялся. Более низкое значение k при питании ринкалянуса талассиозирой дает основание считать ее менее пригодной пищей, хотя на конечные размеры рачков это не влияло.

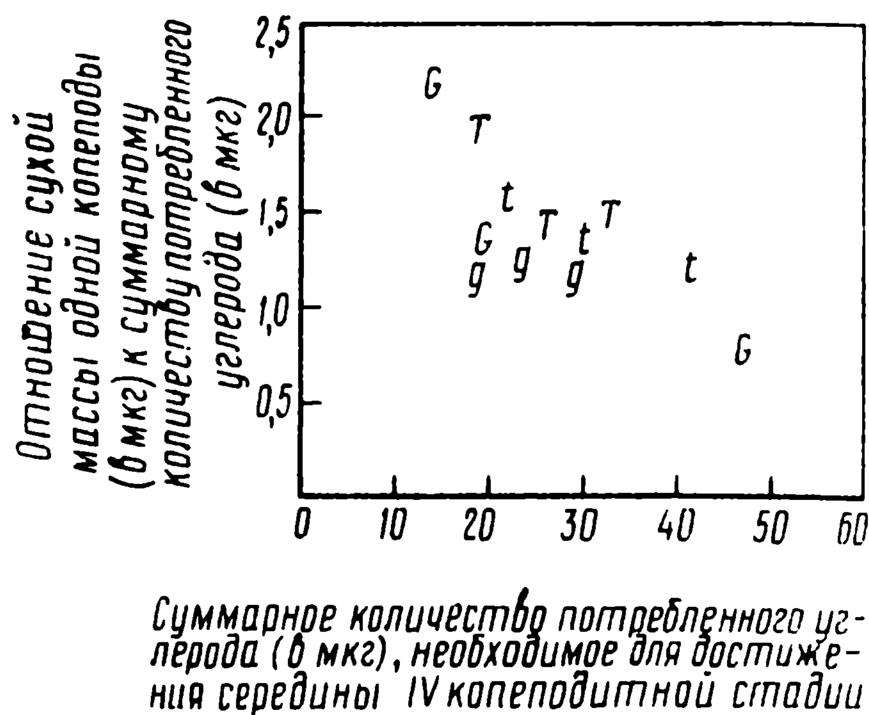


Рис. 7.15. Зависимость между кумулятивным количеством потребленной пищи и отношением сухой массы в середине IV копеподитной стадии к общему количеству потребленного углерода у Calanus:

G — Gymnodinium, 12°C; *g* — Gymnodinium, 17°C; *T* — Thalassiosira, 12°C; *t* — Thalassiosira, 17°C [945]

При 10°С оба вида росли медленнее, чем при 15°С.

Паффенхофер и Харрис [556, 1008] изучали рост двух видов каляноид — Pseudocalanus elongatus (фитофаг) и Temora longicornis (эврифаг) при длительном содержании в культуре на Thalassiosira rotula. Более подробно изучался рост копеподитных стадий. Для I—V копеподитных стадий рост был экспоненциальным при всех концентрациях пищи. Данные для только что вылупившихся науплиев (I стадия), а также для копеподитов и взрослых особей (VI стадия) позволяют рассчитать темп роста *k* для данного периода развития.

У Pseudocalanus наиболее быстрый рост отмечен от I до III—IV копеподитной стадии, к V—VI стадии он несколько снижался; после линьки во взрослого рачка рост практически прекращался. Снижение концентрации пищи влияло на скорость роста, особенно в промежутке от III—IV до V—VI стадии. Максимальное значение $k = 0{,}38$. Коркетт и Макларен [275] считают, что концентрация пищи прямо не влияет на размер тела Pseudocalanus, снижение количества корма вызывает лишь задержку развития (т. е. замедление роста). С повышением температуры размеры тела уменьшаются, но, по данным Томпсона, в зависимости от стадии развития. Так, в промежутке от V науплиальной до I копеподитной стадии влияние температуры положительно, а на более поздних копеподитных стадиях прослеживается отрицательная зависимость. Паффенхофер и Харрис [1008] выяснили, что у Pseudocalanus в промежутке между I и VI копеподитными стадиями интенсивность питания и поглощения пищи линейно возрастала с увеличением размера тела (массы). С увеличением концентрации пищи поглощение также возрастало; при концентрации 24 мкг С/л суточный рацион составлял 63% массы тела, а при 200 мкг С/л — 148%.

Науплии Temora росли медленно, но, как и у Pseudocalanus, от I до III—IV копеподитных стадий скорость была максимальной, а на последней (V) копеподитной стадии снижалась. После линьки во взрослое животное масса значительно увеличивается, особенно у самок, что, вероятно, связано с развитием яиц. При самых низких концентрациях корма скорость роста уменьшалась; в результате

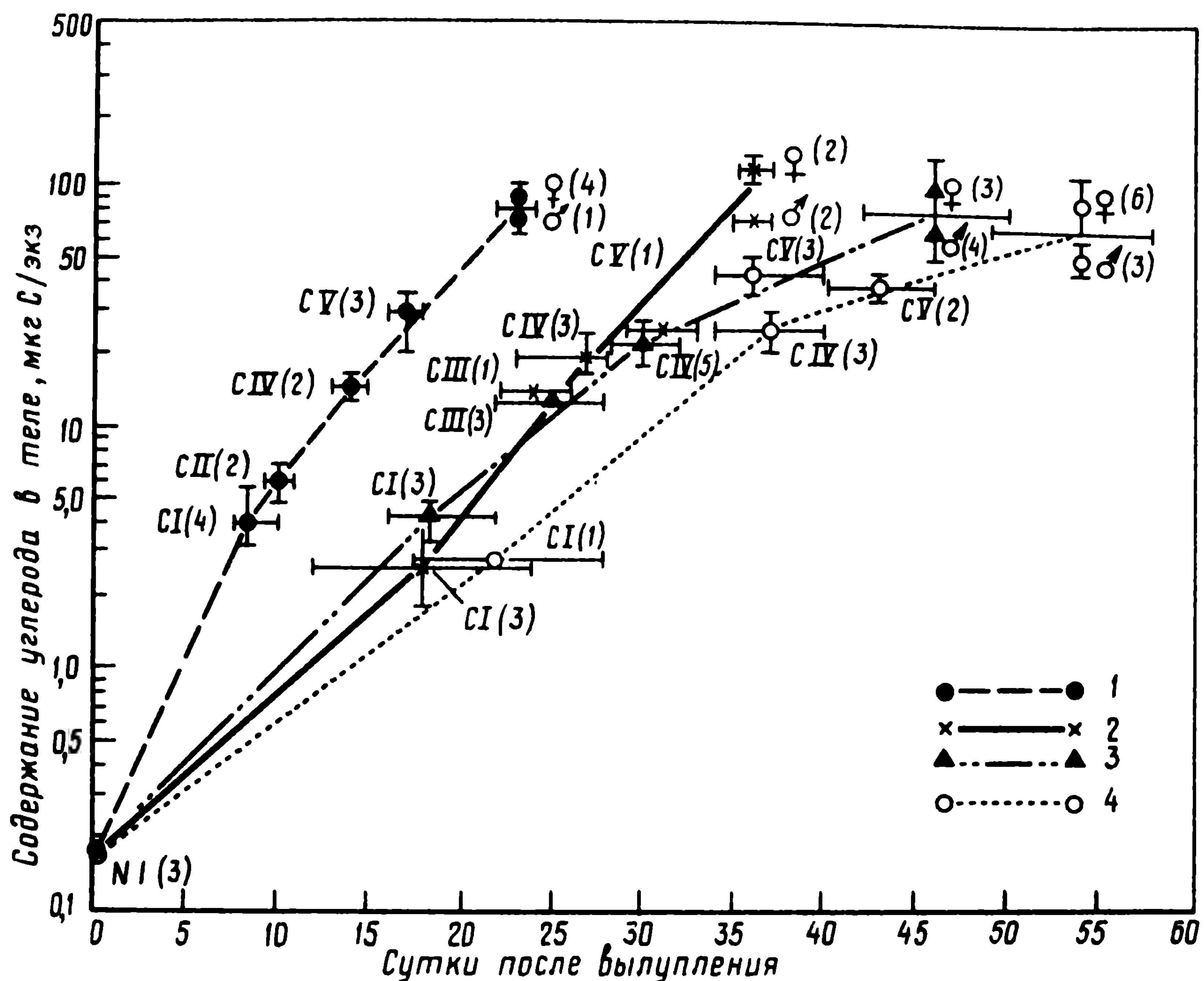


Рис. 7.16. Рост Rhincalanus на Ditylum, 15°C (*1*), Thalassiosira, 15°C (*2*), Ditylum, 10°C (*3*) и Thalassiosira, 10°C (*4*).

Вертикальные и горизонтальные отрезки указывают разброс значений вокруг каждой точки, цифры в скобках — число измерений содержания углерода в теле. Для полного цикла развития при содержании на Ditylum $Q_{10} = 4{,}00$, на Thalassiosira $Q_{10} = 2{,}25$ [944]

взрослые копеподы были мелкими, что противоречит данным для Pseudocalanus. Коэффициент *k* не превышал 0,3, за исключением одного случая (около 0,5). В промежутке между I и VI копеподитными стадиями интенсивность питания и поглощения пищи линейно возрастала с увеличением массы тела. На науплиальных стадиях интенсивность питания также возрастала, но на VI стадии перед линькой в I копеподитную стадию процесс питания замедлялся. При концентрации пищи 25 мкг С/л среднесуточный рацион составлял 80% массы тела; при 200 мкг С/л — 145%.

Как видно из приведенных данных, у обеих каляноид поглощение пищи на единицу массы тела оставалось более или менее постоянным в течение всего жизненного цикла, что противоречит более ранним данным Паффенхофера [1005] для Calanus helgolandicus.

Позднее Паффенхофер [1007] сравнил скорость и эффективность роста у Calanus helgolandicus при питании диатомовыми (Lauderia) и динофлагеллятами (Cimnodinium, Gonyaulax, Prorocentrum) и показал, что коэффициенты роста относительно высоки и примерно одинаковы от I науплиальной до III копеподитной стадии, на более поздних копеподитных стадиях они снижались и самые низкие зна-

Таблица 7.11. Сравнение коэффициентов экспоненциального роста k для трех различных видов пищи и трех периодов развития каляноид [944]

Калянoиды и пища	Суточный коэффициент роста			Темпера-тура, °C
	NI—CI	CI—CIV	CIV—CVI	
Rhincalanus на Ditylum	0,64	0,22	0,17	15
	0,18	0,14	0,08	10
Rhincalanus на Thalassiosira	0,15	0,22	0,18	15
	0,13	0,15	0,06	10
Calanus на Thalassiosira	0,30	0,27	0,22	15
	0,18	0,17	0,08	10

чения были характерны для молодых половозрелых особей (VI стадия). Во время быстрого роста молоди коэффициенты роста были в целом выше при питании динофлагеллятами, чем Lauderia. При увеличении концентрации диатомовых масс на всех стадиях развития возрастала; этот результат отличается от полученного Муллином и Бруксом. Однако такая зависимость не всегда прослеживалась, если калянусов выращивали на динофлагеллятах (Prorocentrum). Выявлено некоторое влияние вида корма на размер взрослых рачков; взрослые рачки, питавшиеся Prorocentrum, весили больше, чем содержавшиеся на Lauderia. Как указывает Паффенхофер, общее замедление темпа роста с возрастом, подтвержденное этими экспериментами, согласуется с результатами Петипа, которая обнаружила снижение суточного (в кал) темпа роста Acartia clausi после первых копеподитных стадий. Однако результаты опытов Петипа с калянусом несколько отличаются от результатов Паффенхофера; скорости роста в общем ниже, а рост науплиев относительно замедлен (см. табл. 7.12).

Хотя Коновер [264] проводил эксперименты только с поздними копеподитными стадиями Calanus hyperboreus, так что обсуждение скорости роста вряд ли оправдано, его данные позволяют рассчитать в единицах массы и калориях валовую и чистую эффективность роста копепод, питающихся диатомеями в лабораторных условиях. Валовая эффективность роста (K_1) колеблется в диапазоне 13—36%,

Таблица 7.12. Среднесуточный прирост одного экземпляра (в % калорийности тела одной копеподы) [1007]

Стадия	C. helgolandicus	A. clausi	Стадия	C. helgolandicus	
Науплии (III—VI)	6,3	20,3	Копеподы (IV)	21,5	13,7
Копеподы (I)	21,0	21,3	» (V)	5,9	8,3
» (II)	22,5	18,2	Самки	3,2	1,2 (яйца)
» (III)	21,7	24,3	Самцы	—	—

в среднем 21% (при определении по сухому весу); при расчете в калориях величины выше (18—50%, в среднем 30%). Чистая эффективность роста (K_2) менялась в диапазоне 25—64% (по сухой массе) и 34—89% (в калориях). Более высокие значения связаны с запасанием жира у C. hyperboreus. Коновер [264, 267] приводит эффективность роста для пресноводного зоопланктона и других животных (табл. 7.13). На эффективность роста влияют такие факторы, как температура, стадия развития и концентрация пищи; для Artemia обнаружено снижение эффективности при увеличении рациона и более высокая эффективность роста у рачков в возрасте от 15 до 30 дней.

Данные Муллина и Брукса [944] позволяют рассчитать эффективность роста у Calanus и Rhincalanus. Валовая эффективность роста (K_1) значительно колеблется в разные периоды роста (табл. 7.14). Для всего периода развития величина K_1 менялась в диапазоне 30—45%. Однако Муллин и Брукс не обнаружили явного уменьшения валовой эффективности роста с возрастом, что характерно для позвоночных. Для Rhincalanus величина K_1 почти не зависела от вида корма, при содержании на одинаковом корме значения K_1 для обоих видов почти не различались. Температура не оказывала влияния на валовую эффективность роста обоих видов. Предполагается, что температура примерно одинаково влияет на поглощение пищи и на дыхание, так что на рост расходуется постоянная доля съеденной пищи.

Температура почти не влияет на размер тела и общее количество поглощенной пищи, но отражается на скоростях поглощения, дыхания и роста. Поскольку усвояемость, очевидно, не зависит от концентрации корма, в полевых условиях величина валовой эффективности роста (K_1), вероятно, будет ниже, даже если Calanus и Rhincalanus потребляют столько же углерода, сколько и в лаборатории, так как рачки вынуждены затрачивать больше энергии на поиски пищи и суточные вертикальные миграции. Маршалл [841] обобщила некоторые данные по валовой эффективности роста Calanus spp. и Rhincalanus и включила для сравнения данные Петипа по Acartia (см. табл. 7.14). Данные, полученные для Calanus и Rhincalanus разными исследователями, достаточно сравнимы, особенно когда объединены несколько стадий развития. Однако Паффенхофер получил значительно более низкую эффективность для IV и V науплиальных стадий калянуса.

По данным Петипа, эффективность роста Acartia в общем ниже, чем Calanus. Полученная ею величина K_1 для V науплиальной стадии калянуса заметно ниже, что, по ее мнению, объясняется началом вертикальной миграции, в действительности происходящей, как указывает Маршалл, на IV копеподитной стадии. Очень низкие значения для взрослых самок необъяснимы; ясно одно, что их рост необходимо рассматривать только как развитие яичников и откладку яиц, а эти процессы весьма изменчивы во времени.

Харрис и Паффенхофер [557] использовали полученные ими данные по росту каляноид Pseudocalanus и Temora в лаборатории

Таблица 7.13. Эффективность роста у разных планктонных ракообразных [267]

Вид	Возраст или стадия	Основа для расчета	K_1	K_2	Источник
Daphnia pulex	5 сут	Калории	—	42,3	Ивлев (1938); цит. по Павловой (1964)
	15 сут		—	30,3	Ивлев (1938); цит. по Павловой (1964)
Penilia avirostris	Молодь		—	53,4	
	Самки		—	21,1	» »
	Продуцирование молоди		—	52,9	» »
Daphnia pulex	Неполовозрелые взрослые		3,87—13,22	55,36—58,64	[1147]
	Взрослые		0,43—1,25	2,99—3,95	»
	Продуцирование молоди 40 сут роста		10,02—16,52	52,08—70,46	»
Daphnia pulex	Молодь		>30—>60		Печень и Кузнецова (1966)
	Взрослые		4,5—29,0		
Artemia salina	Молодь	Сухая масса	<20—>60		[1124]
	Размножение	» »	15—25		»
Artemia salina	1—9 сут		2,8—5,6		Manson (1963)
	4—8 сут	^{14}C	5,4—8,3		» »
	Первые 17 сут		4,3—5,2		» »
	Длина 5 мм		5,8—7,3		» »
Artemia salina	1—9 сут	Сухая масса	11—53		Gibor (1957)
Artemia salina	12 сут роста	Калории	9,02—18,52	23,65—27,44	Сущеня (1964)
Calanus hyperboreus	IV	Сухая масса	13,0	24,7	[264]
	V	» »	14,6—36,4	28,6—64,3	»
	IV	Калории	18	34	»
	V	»	20—50	40—89	»
Calanus finmarchicus	Неполовозрелые взрослые	Азот	34		[282]
	Взрослые (продуцирование яиц)	»	14		»
Diaptomus siciloides	Самки (продуцирование яиц)	Калории	7	4,18—19,8	Comita (1964)
Euphausia pacifica	Взрослые	^{14}C	32,4		[732]
	»	»			
	Включая линьку	»		17,1	
	Включая линьку и яйца (природные популяции)	»		25,2	
				33,6	

$K_1 = \Delta W/(R \cdot \Delta t)$ доля потребленной пищи или энергии, пошедшей на рост.
$K_2 = \Delta W/A'R\Delta t$ доля ассимилированной пищи или энергии, пошедшей на рост.

Таблица 7.14. Эффективность роста Calanus, Rhincalanus и Acartia на разных видах корма [841]

Стадия	C. pacificus*		Rhincalanus nasutus*				Calanus pacificus**		Calanus pacificus**		C. helgolandicus***	Acartia clausi***	
	Thalassiosira		Ditylum		Thalassiosira		Lauderia	Gymnodinium	Lauderia	Gumnodinium	Природная морская вода		
	226	177	200	148	352	196	101	95	101	95			
Температура, °C	10	15	10	15	10	15	15	15	15	15			Стадия
							Масса только что перелинявших		Средняя масса тела				
Науплии I													NI
» II													NII
» III	21	18	39	39	22	21							NIII
» IV									7,6	9,8			NIV
» V							17,3	20,1	14,7	14,1	34	14	NV
» VI									29,8	36,7			NVI
Копеподиты I									22,0	22,0	50	17	CI
» II	72	26	31	32	55	32	20,0	29,6	17,6	21,2	39	16	CII
» III							18,6	34,7	22,4	27,2	28	23	CIII
» IV									15,7	25,3	21	16	CIV
» V	30	37	34	48	25	40							CV
Самки								27,6	19,6	22,2	5	11	♀
В целом науплии I — копеподиты VI	35	34	34	45	30	37							

(Значения для науплиев I–VI, копеподитов I–III и копеподитов IV–V вместе с самками в первых шести столбцах приведены для групп стадий.)

Для взрослых самок Calanus и Acartia Петипа приводит также эффективность роста, равную 2%.

* [944].

** [1005].

*** [1046].

Маршалл использует видовое название C. pacificus, хотя авторы, данные которых заимствованы, приводят C. helgolandicus [C. pacificus и C. helgolandicus — разные виды, но до относительно недавнего времени их не различали. — *Прим. ред.*].

Концентрация водорослей выражена в мкг С/л.

для исследования эффективности роста (K_1) в расчете на сухую обеззоленную массу. За исключением науплиальных стадий, прирост у Temora longicornis был выше, чем у Pseudocalanus elongatus. Для ранних стадий (примерно до III копеподитной) максимум отмечен при концентрациях пищи приблизительно 100 мкг С; у поздних копеподитов максимум с возрастом несколько увеличивается.

Валовая эффективность роста (K_1) у Temora выше, чем у Pseudocalanus, во всех случаях (за исключением науплиальных стадий при самой низкой концентрации корма). Величина K_1 у Pseudocalanus не зависит от концентрации пищи. У Temora для периода между III и VI копеподитными стадиями отмечена отрицательная корреляция между величиной K_1 и концентрацией пищи. Сходным образом достоверная корреляция была обнаружена у Temora между логарифмом

Таблица 7.15. Данные по кумулятивному потреблению пищи, приросту массы и валовой эффективности роста у T. longicornis при 12,5°C [557]

Показатель	Концентрация корма в опыте, мкг С/л	От науплиев I до копеподитов I			От копеподитов I до копеподитов III			От копеподитов III до 50% взрослых			От вылупления до 50% взрослых		
		$\overline{x}$	s	n	$\overline{x}$		n	$\overline{x}$	s	n	$\overline{x}$	s	n
Концентрация пищи, мкг обеззоленной сухой массы на литр	25	47,0	—	1	41,6	—	1	47,6	—	1	45,1	—	1
	50	101,4	14,6	2	96,6	43,1	2	88,7	15,5	3	104,0	22,9	3
	100	228,8	18,5	5	177,6	18,4	5	158,6	33,6	5	194,9	16,7	5
	200	358,0	50,9	2	376,6	63,6	2	345,6	24,2	2	354,8	5,8	2
Кумулятивное потребление, мкг обеззоленной сухой массы	25	3,0	—	1	8,0	—	1	31,6	—	1	42,6	—	1
	50	3,9	1,9	2	23,6	7,0	2	56,4	13,2	3	83,1	14,5	3
	100	4,0	1,9	5	15,0	7,3	5	74,6	10,8	5	93,6	10,9	5
	200	5,9	2,8	2	27,5	4,6	2	88,8	40,8	2	121,6	42,6	2
Прирост массы, мкг обеззоленной сухой массы	25	0,8	—	1	3,2	—	1	6,8	—	1	10,7	—	1
	50	0,9	0,1	2	6,0	3,5	2	14,8	0,4	3	22,0	1,9	3
	100	0,8	0,1	5	3,3	0,8	5	15,1	3,0	5	19,3	3,0	5
	200	1,2	0,2	2	7,0	2,2	2	11,6	4,8	2	19,7	6,7	2
Валовая эффективность роста, %	25	24,7	—	1	39,7	—	1	21,5	—	1	25,1	—	1
	50	25,8	20,2	2	24,7	7,2	2	27,1	6,6	3	26,8	3,2	3
	100	24,4	7,4	5	24,8	7,0	5	20,1	2,0	5	20,6	2,3	5
	200	25,6	18,9	2	25,8	12,3	2	14,5	12,0	2	17,3	11,5	2

$\overline{x}$ — средняя, s — 95%-ный доверительный интервал, n — число определений.

Таблица 7.16. Данные по кумулятивному потреблению пищи, приросту массы и валовой эффективности роста у P. elongatus при 12,5°C [557]

Показатель	Концентрация корма в опыте, мкг С/л	От науплиев I до копеподитов I			От копеподитов I до копеподитов III			От копеподитов III до 50% взрослых			От вылупления до 50% взрослых		
		$\overline{x}$	s	n	$\overline{x}$	s	n	$\overline{x}$	s	n	$\overline{x}$	s	n
Концентрация пищи, мкг обеззоленной сухой массы на литр	25	55,8	—	1	48,4	—	1	37,2	—	1	47,0	—	1
	50	96,3	8,5	2	96,0	22,2	2	98,8	4,0	2	96,8	11,6	2
	100	181,4	21,9	4	179,1	38,7	4	164,2	21,8	4	176,0	26,0	4
	200	357,4	—	1	365,1	—	1	364,0	—	1	362,1	—	1
Кумулятивное потребление, мкг обеззоленной сухой массы	25	2,5	—	1	10,9	—	1	39,9	—	1	53,3	—	1
	50	6,3	2,4	2	33,7	0,9	2	53,1	4,8	2	93,1	3,3	2
	100	9,6	5,1	4	27,5	8,2	4	63,3	20,3	4	100,4	8,2	4
	200	6,7	—	1	28,4	—	1	92,6	—	1	127,7	—	1
Прирост массы, мкг обеззоленной сухой массы	25	1,1	—	1	1,9	—	1	6,4	—	1	9,4	—	1
	50	1,1	0,0	2	7,7	1,1	2	4,4	2,8	2	13,1	5,5	2
	100	1,8	1,5	4	4,2	1,0	4	10,4	1,1	4	16,4	3,4	4
	200	1,2	—	1	3,5	—	1	12,6	—	1	17,3	—	1
Валовая эффективность роста, %	25	45,5	—	1	17,0	—	1	16,0	—	1	17,6	—	1
	50	17,8	6,7	2	22,7	3,6	2	8,0	6,7	2	14,0	5,3	2
	100	17,1	5,1	4	15,9	4,3	4	17,8	6,3	4	16,0	3,7	4
	200	17,4	—	1	12,4	—	1	13,6	—	1	13,5	—	1

$\overline{x}$ — средняя, s — 95%-ный доверительный интервал, n — число определений.

K_1 и рационом. С привлечением дополнительных данных можно показать, что обратная зависимость между валовой эффективностью роста и величиной рациона характерна и для Pseudocalanus (табл. 7.15 и 7.16). Коркетт и Макларен [275] указывают, что возраста-

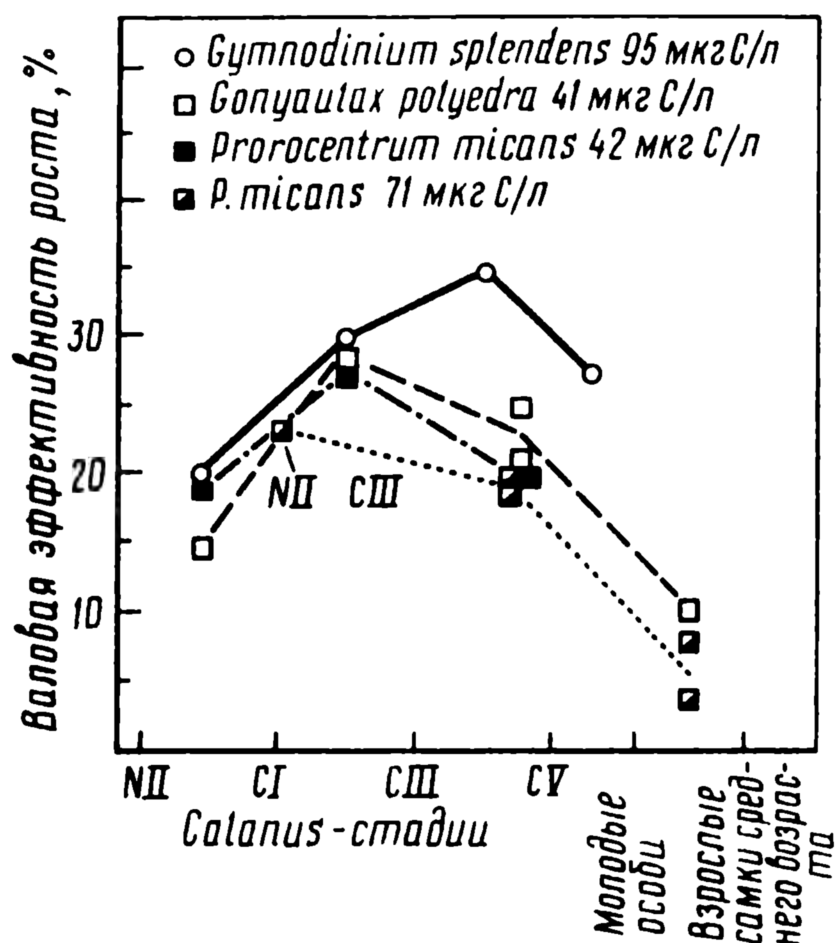


Рис. 7.17. Валовая эффективность роста Calanus helgolandicus на разных стадиях при питании различными видами динофлагеллят [1007]

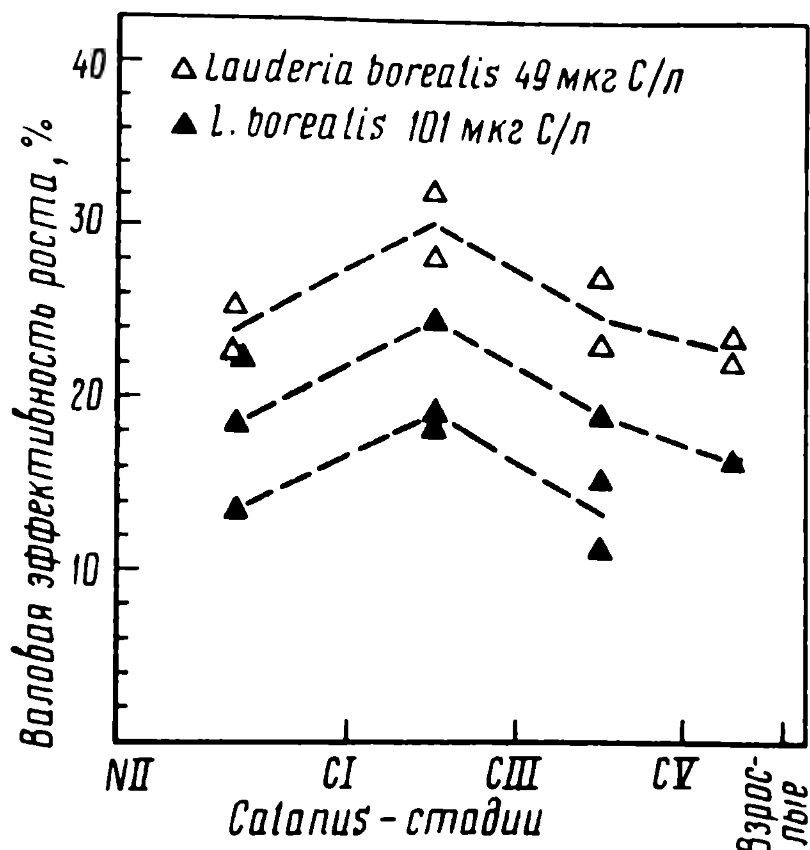


Рис. 7.18. Валовая эффективность роста Calanus helgolandicus на неполовозрелой части жизненного цикла при питании Lauderia borealis в разной концентрации [1007]

ние суточных рационов в экспериментах Паффенхофера и Харриса и после того как концентрация пищи превысила уровень, соответствующий максимальной скорости роста, является результатом уменьшения эффективности роста, вероятно, из-за снижения усвояемости. Кроме того, регрессии эффективности роста на концентрацию пищи для всех стадий были отрицательными, хотя ни одна из них не была значимой. Очевидно, что при концентрациях пищи ниже лимитирующих такая зависимость неприменима ни к одному виду. По мере того как количество потребленной пищи приближается к достаточному только для поддержания метаболизма, эффективность роста должна быстро снижаться. Харрис и Паффенхофер полагают, что эффективность роста зависит не только от концентрации пищи и стадии развития, но, вероятно, и от других факторов (например, температуры и солености).

Для Temora диапазон изменений K_1 от выклупления до половозрелости составлял приблизительно 17—27%, для Pseudocalanus — 13—18%. Если эффективность роста оценивается в калориях, то значения K_1 для Pseudocalanus могли быть выше, поскольку при оценке по сухой массе не учитывались жировые капли у копепод.

Полученные значения несколько ниже найденных ранее другими исследователями для Calanus spp. Величины эффективности, установленные Паффенхофером [1007] для Calanus helgolandicus, также несколько ниже. Валовая эффективность роста зависит от стадии развития; на разных видах пищи, включающих различные динофлагелляты и диатомею Lauderia, K_1 достигал максимума приблизительно на I—III копеподитных стадиях, а затем вновь снижался по мере взросления животных (VI). В первые несколько суток после дости-

Таблица 7.17. Валовая эффективность роста Calanus finmarchicus, Calanus helgolandicus, Calanus hyperboreus и Rhincalanus nasutus [1007]

Вид и стадия	Температура, °С	Концентрация пищи, мкг С/л	Вид корма	Валовая эффективность роста, %	Основа для расчета	Источник
C. hyperboreus, в основном CV	2—5	6,4—6,7*	T. fluviatilis (в лаборатории)	13,0—17,3	Обеззоленная сухая масса	[264]
C. hyperboreus, CV	2—5	1,7—1,8*	T. fluviatilis (в лаборатории)	18,6—36,4	То же	[264]
C. helgolandicus, C. finmarchicus, CII—CV	10	~210	Skeletonema costatum	35,7		[281]
C. finmarchicus, от вылупления до половозрелости	10	Не приводится	Не приводится (в море)	34		[282]
C. finmarchicus,	12		То же	18,9—34,6		[205]
C. helgolandicus, CV и взрослые				21,4—37,7	Фосфор	
C. finmarchicus, C. helgolandicus, CV	6—18	490		17,2		[206]
и взрослые		(в море)	Thalassiosira sp.	26,8	Азот	
			S. costatum			
Rhincalanus nasutus, от выплупления	10	352	T. fluviatilis	30	Углерод	[944]
до половозрелости	15	196	T. fluviatilis	37	»	
	10	200	Ditylum brightwellii	34		
	15	148	D. brightwellii	45		

* В миллиграммах обеззоленной сухой массы на литр.

*Таблица 7.18. Данные по энергетике Eurytemora affinis, полученные в опытах с растительной пищей трех концентраций** [578]

Параметр	Рацион		
	высокий	средний	низкий
Средняя масса самки, мкг	8,35	4,90	5,23
Обеспеченность пищей, мкг/(экз× ×сут)			
средняя	19,872	9,936	5,244
диапазон	6,998—30,840	3,542—18,836	0,346—13,824
% массы тела в сутки	238	203	100
Количество фактически съеденной пищи, %	76	78	81
Образование яиц, мкг на самку в сутки	1,955	0,911	0,978
Среднее число яиц на кладку	22,37	15,80	11,27
Среднее число кладок	5,6	4,7	3,5
Продуктивность (в сутки)			
средняя	0,231	0,213	0,183
диапазон	0,073—0,614	0,085—0,362	0,028—0,362
Эффективность пищевой цепи, %	7,34	6,84	13,92
Валовая эффективность роста, K_1 (%)	9,66	8,77	17,18

* Принято, что все сухие массы равны удвоенному содержанию углерода. Обеспеченность пищей рассчитана путем ежесуточного подсчета числа клеток и по регрессии числа клеток на содержание взвешенного углерода. Статистические данные были получены только для периода активного продуцирования яиц самками. Эффективность пищевой цепи равна отношению биомассы продуцированных яиц к биомассе пищи, валовая эффективность роста — отношению биомассы продуцированных яиц к биомассе потребленной пищи.

жения взрослой стадии эффективность менялась примерно от 4 до 10% (см. рис. 7.17). Наибольшая величина K_1 для любой стадии составляла около 33%. Для всего развития от науплия до взрослой стадии величина K_1 менялась в зависимости от вида пищи от 18,5 до 30%. При кормлении Lauderia отмечена повышенная эффективность при низкой концентрации пищи (рис. 7.18). При концентрациях пищи, примерно равных таковым в море у Ла-Хольи (Калифорния), K_1 колебался от 20 до 24%. Значения эффективности, полученные разными методами (по сухой массе органического вещества, по углероду, по калорийности), различались незначительно.

Паффенхофер приводит для сравнения результаты Петипа, которая показала, что Calanus helgolandicus достигает максимальной эффективности роста на I копеподитной стадии (почти 50%); очень низкие значения (соответственно 5 и 2%) получены для V и VI стадий. Для Acartia clausi максимум K_1 отмечен на III копеподитной стадии (более 20%); на VI стадии эффективность очень низка. Разным видам растительноядных каляноид присущи специфические различия роста в процессе развития (табл. 7.17). Хайнль и др. [578] показали уменьшение числа яиц в кладке, числа кладок и средней массы самок Eurytemora affinis при уменьшении количества пищи (культура водорослей). Однако усвояемость при разных концентрациях пищи

оставалась неизменной. Эффективность пищевой цепи оказалась наибольшей для наименьшей концентрации пищи; при этой концентрации валовая эффективность роста (K_1) (табл. 7.18) также возрастала.

Тагути и Исии [1307] изучали рост растительноядных копепод в опытах на борту судна при температурах и концентрациях корма, близких к природным в северной части Северной Пацифики. К сожалению, полученные ими скорости роста, выраженные в мкг С/(экз · сут), трудно сравнимы с данными других исследователей и относятся к поздним копеподитным стадиям. Оказалось, что количество пищи, потребляемое Calanus plumchrus, составляет всего 20% количества пищи, поедаемого Calanus cristatus, но затраты ассимилированного углерода на дыхательный обмен у первого вида выше, чем у второго. Именно поэтому скорость роста C. plumchrus составила 1,57 мкг С/(экз · сут), а C. cristatus — 15,5 мкг С/(экз × × сут), что эквивалентно примерно 25% ассимилированной пищи для C. plumchrus и 50% для C. cristatus. Euphausia pamifica использовала на рост 6,3 мкг С/сут (по Ласкеру), а Calanus finmmarchicus и C. helgolandicus примерно 3 мкг С/сут (по Корнеру). Валовая эффективность роста C. cristatus составляла 39%, у C. plumchrus — 22%; возможно, эти величины несколько завышены, поскольку потери при экскреции или линьке не учитывались (по данным Корнера, валовая эффективность роста составляет примерно 35%).

Ласкер [732] изучал рост других планктонных животных, кроме копепод, например эвфаузииды Euphausia pacifica. Эвфаузииды продолжают линять во взрослом состоянии и линьки могут происходить довольно часто. Ласкер выяснил, что период между линьками у E. pacifica может составлять 3—8 сут (в среднем 5 сут) и, видимо, больше зависит от температуры, чем от количества корма. Каждый экзувий соответствует примерно 10% сухой массы и содержит около 17% органического углерода. Для оценки роста использовали промеры уроподов экзувия, поскольку размер уроподов связан прямой зависимостью с общей длиной тела и массой. В лаборатории максимальная скорость роста молоди эвфаузиид составляла 0,048 мм/сут. Это вдвое превышает оценку, полученную Пономаревой [1063] для естественных условий; чем моложе животные, тем быстрее они растут. Ласкер объясняет ускорение главным образом обилием пищи — науплиев артемии. E. pacifica могла расходовать на рост до 30% ассимилированного углерода, хотя Ласкер считает, что в природных условиях эта величина составляет 10%. Наибольшая часть ассимилированного углерода тратится на дыхательный метаболизм. Ласкер подсчитал, что E. pacifica расходует весь поглощенный углерод в следующем соотношении: 6—30% — на рост, 6—11% теряется при линьке и 62—87% — на дыхание. Он считает, что для природных популяций энергетический бюджет мог бы выглядеть следующим образом: 9% — на рост, 15% — на линьку, 67% — на дыхание и 9% — на размножение.

В ходе кратковременных опытов с водорослями, меченными ^{14}C, Ласкер получил следующую оценку эффективности роста E. pacifica:

Таблица 7.19. Сравнение использования пищи у Euphausia и Calanus

Параметр	Доля использованной ассимилированной пищи,	
	Calanus (по N) за 10 нед	Euphausia (по C) за 20 мес
Рост	25	10
Метаболизм	61	72
Линьки	1	17
Продуцирование яиц	12	1*

* Величина взята из работы Корнера и др. [283].

Обращает на себя внимание высокая доля пищи, расходуемая на метаболизм у обоих видов.

11—74%, в среднем 32%. В другой группе опытов, где пищей служила меченная ^{14}C Artemia, эффективность оказалась ниже (в среднем 25,6%), однако Ласкер считает, что артемия была слишком крупной, чтобы эвфаузиида могла наловить ее достаточно для обеспечения максимального роста. Полученные значения, выраженные в процентах количества потребленного углерода, должны соответствовать валовой эффективности роста (табл. 7.19).

Примером исключительно быстрого роста среди морских планктонных животных может служить широко распространенная сальпа Thalia democratica. Херон [590, 591] установил, что при оптимальных условиях рост в лаборатории, по крайней мере в течение 5 ч, близок к наблюдаемому в море в период цветения фитопланктона. Затем скорость роста в эксперименте снижалась, что, вероятно, было связано с уменьшением концентрации пищи и, следовательно, замедлением интенсивности питания. Полевые и лабораторные наблюдения свидетельствуют, что в течение большей части жизненного цикла скорость роста сальп лучше всего аппроксимируется величиной, равной 10% длины тела в час. В жизненном цикле этого вида происходит регулярная смена генераций (см. гл. 3). Если начало половой стадии жизненного цикла принять за нулевой возраст, то первое рождение следующей генерации при оптимальных условиях произойдет примерно через 42 ч, однако Херон считает, что, поскольку рождение и оплодотворение до некоторой степени подчиняются суточному ритму, длительность генерации в лучшем случае составляет приблизительно двое суток. При несколько менее благоприятных условиях время генерации, необходимое для завершения бесполого и полового поколений, возрастает примерно до 4—14 сут.

Помимо количества пищи, на скорость роста влияет также температура.

Принимая длительность генерации равной двум суткам и рассчитав смертность для разных возрастов, можно найти, что в начальной стадии развития в зоне цветения фитопланктона популяция сальп может увеличиваться за сутки в 1,6—2,5 раза. Столь исключительная вспышка численности объясняет внезапное появление плотных скоплений Thalia, особенно в тропических и субтропических водах. Херон

считает, что скорость увеличения популяции выше, чем у любого из до сих пор изученных многоклеточных организмов. Он полагает, что стремительный рост может быть связан с относительно простым анатомическим строением сальп (бочонковидное тело) и прокачиванием воды, облегчающим добывание пищи, движение и дыхание. Рост на эмбриональной стадии также, по-видимому, ускорен благодаря прямому переносу питательных веществ от материнского организма через плаценту. Интересно отметить, что копепода Sapphirina angusta, обитающая в сальпе Thalia democratica и на ней, может очень интенсивно поедать ее ткани и быстро расти. Херон [592] обнаружил, что самки этой копеподы при питании Thalia в лаборатории могут за двое суток откормиться, сформировать и отложить яйца, из которых успевают вылупиться науплии I стадии.

Другой пример очень быстрого роста планктонных животных — Oikopleura [401]. Фено показала, что при температуре 22°C Oikopleura dioica вылупляются спустя 2—3 ч после оплодотворения яиц. Уже через 8 ч хвост смещается в дефинитивное положение, к этому моменту деление клеток практически заканчивается. Помимо созревания гамет, дальнейший рост заключается в основном в увеличении размеров соматических клеток. Вскоре происходит выделение первого «домика» — слизистого покрова, который набухает и начинает отделяться от туловища. При 14°C время генерации удлиняется соответственно до 6 и 18 ч. Время генерации при 22°C, определяемое по высвобождению первых яиц, может составлять всего трое суток (рис. 7.19). Паффенхофер [1006, 1008] обнаружил сходное время генерации для O. dioica, которые потребляли водоросли в концентрации 25—80 мкг С/л (9,5 сут при 13°C). Для животных, питавшихся природным детритом, время генерации составляло 5,5 сут при 18°C и 24 сут при 7°C. Он также считает, что время генерации зависит от температуры.

Особое удивление вызывает рост хвоста у Oikopleura, который, по-видимому, происходит главным образом путем увеличения размеров клеток. Фено обнаружила, что при 22°C длина хвоста спустя час после вылупления составляла 195 мкм, а через 24 ч — 620 мкм. За первые сутки прирост составляет 590%. Хотя впоследствии скорость роста хвоста значительно снижается, она все еще остается внушительной; через 4 сут длина хвоста достигала 2300 мкм.

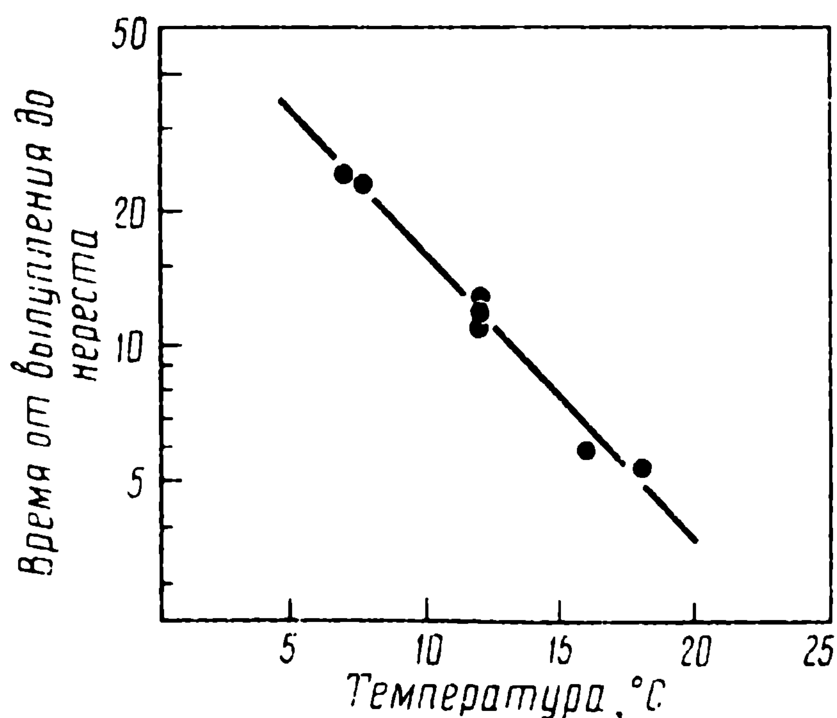
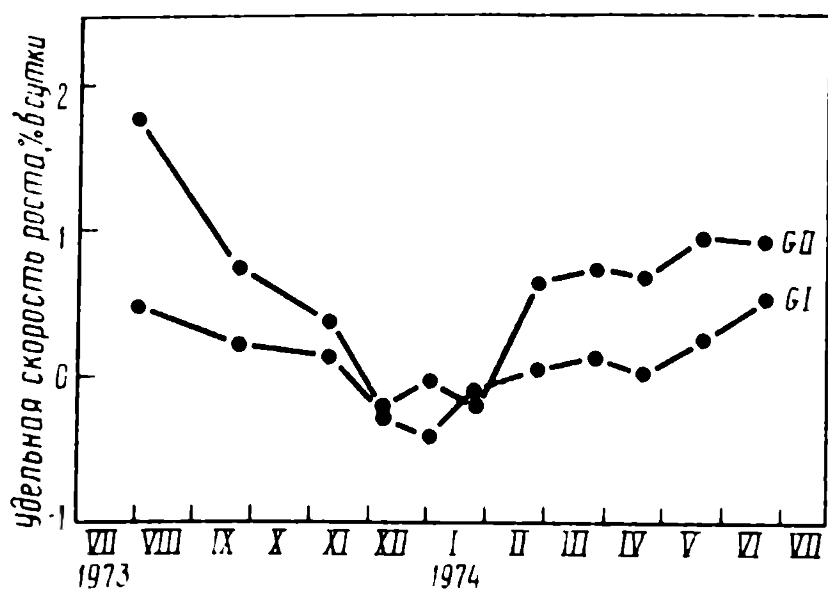


Рис. 7.19. Продолжительность генерации у Oikopleura dioica, содержавшейся в природной морской воде при разных температурах [1009]

Работ по росту хищного зоопланктона мало. Рив [1127] изучал рост хетогнаты Sagitta hispida, которую содержали на науплиях Artemia. Скорость роста была прямо связана с температурой в



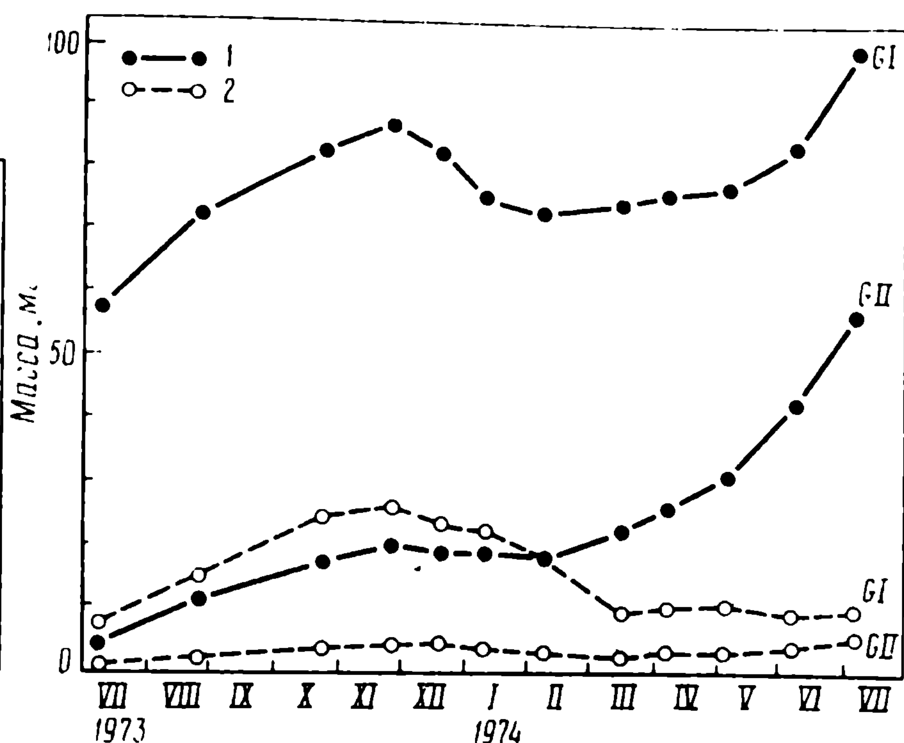


Рис. 7.20. Сезонные изменения удельной скорости роста средней особи Meganyctiphanes norvegica из старой (*G*I) и молодой (*G*II) генераций, рассчитанные по изменениям сухой массы (см. рис. 7.21) [61]

Рис. 7.21. Сезонные изменения сухой массы и содержания липидов у средней особи Meganyctiphanes norvegica из старой (*G*I) и молодой (*G*II) генераций, рассчитанные по кривой увеличения длины карапакса [668] и другим данным [61]:
1 — сухая масса; *2* — содержание липидов

нормальном для вида диапазоне и зависела также от концентрации пищи.

Рив и Коспер [1130] приводят результаты более ранней работы, подтверждающие, что с повышением температуры половое созревание ускоряется, хотя при этом зрелые животные мельче и их сухая масса меньше (263 мкг при 7 °С, 119 мкг при 31 °С). Валовая эффективность роста для неполовозрелых Sagitta составляла 22—50% (по сухой массе) и 19—48% (по азоту); общее среднее 34,5%. Для половозрелых Sagitta эффективность, включая и продукцию яиц, колебалась в пределах 19—54% (по суммарному азоту). Эффективность связана обратной зависимостью с температурой. Средняя величина эффективности для всего изученного размерного диапазона составила 36% (по азоту), т. е. была того же порядка, что и полученная Ласкером для E. pacifica, Корнером для Calanus и Муллином и Бруксом для молоди морских копепод.

Рив рассчитал по потреблению кислорода, что суточный пищевой рацион должен составлять, как минимум, 24—59% массы тела; это можно сравнить с максимальным рационом при питании артемией, соответствующим примерно 70% массы тела в сутки. Таким образом, часть рациона может оставаться на рост и размножение. Однако Рив и Уолтер [1131] указывают, что, как и у многих других видов планктонных животных, суточный рацион (в процентах массы тела) с возрастом уменьшается. Если молодые Sagitta hispida за сутки потребляли количество пищи, равное их собственной массе, с возрастом рацион прогрессивно уменьшается и у взрослых особей состав-

ляет уже около 10% в сутки. Хайнбокель [574] показал, что у двух видов тинтиннид, питавшихся культурами водорослей (25—470 мкг С/л), валовая эффективность роста могла превышать 50%.

Среди других исследований роста зоопланктона можно отметить работу Бомстедта (61), обнаружившего сезонную изменчивость у эвфаузииды Meganyctiphanes norvegica. Рост (прирост массы) происходил главным образом летом и осенью и прекращался в середине зимы. Оценки показали достаточно высокую скорость в августе (1,2% в сутки), снижение до 0,3% в сутки в ноябре и отрицательные величины скорости роста в декабре — январе. В марте — апреле среднесуточный прирост составлял около 0,5%, а в июне достигал 1,1% (рис. 7.20). Из двух генераций эвфаузиид более молодая генерация росла быстрее, но с возрастом рост несколько замедлялся (рис. 7.21). Раймонт и др. [1116] установили, что у молодых Meganyctiphanes содержание белка в теле повышено, что указывает на более активный рост.

При изучении хищной копеподы Euchaeta norvegica Бомстедт и Меттьюс [60, 63] также определяли среднюю скорость роста для поздних копеподитных стадий по сухой массе тела. При росте от IV до V копеподитной стадии суточный прирост составлял 3,3%, от V до VI стадии самцов — 1,2%, а до VI стадии самок — 2,2%. Однако масса взрослых самок увеличивалась за сутки всего на 0,5%, т. е. самцы на IV стадии росли в 7 раз быстрее самок. Уменьшение скорости роста с возрастом отмечено также для Euchaeta elongata [310]; рост, определенный по увеличению сухой массы тела, составлял для копеподитов III стадии 15% в сутки, IV стадии — 12,8% в сутки, однако у копеподитов V стадии он снижался до 1,9% в сутки. Полученные результаты сходны с результатами Петипа для Calanus, у которых скорость роста на V и VI стадиях явно замедлялась. Бомстедт [60] также сравнивает скорость роста копеподы E. norvegica со скоростью роста хетогнаты Sagitta hispida, которую он определил по сухой массе тела, равной 5—10% в сутки; рост пропорционален температуре в диапазоне 17—31°C. Бомстедт считает, что скорости роста, полученные для Euchaeta, возможны, если учесть более низкую температуру среды. Было бы интересно исследовать скорости роста другой исключительно хищной группы — Ctenophora, однако Рив и Уолтер [1134] указывают на трудности, связанные с оценкой роста гребневиков, особенно лобатных форм.

Лабораторных исследований очень мало и их результаты часто колеблются, хотя в отдельных случаях отмечены очень высокие скорости роста. Используя коэффициент экспоненциального роста k для сравнения результатов, полученных на разных видах, Рив и Уолтер указывают на данные Хироты по Pleurobrachia, свидетельствующие о существовании периода медленного роста (до диаметра 2 мм), который сменяется фазой ускоренного роста (6,5 мм) и новым периодом замедления. Величины k для трех периодов составляли соответственно 0,12—0,17; 0,21—0,47 и 0,04—0,17. Рив и Уолтер приводят также данные Греве для Bolinopsis и Pleurobrachia (максимальный рост 10—40 мм за 20 сут; $k = 0,2$), еще быстрее

рос Beroe (5—15 мм за 8 сут, $k = 0{,}4$). Рив и Уолтер получили для Pleurobrachia более высокие скорости роста, однако фазы роста сохранялись. В средней фазе k примерно равен 0,47 (т. е. за сутки масса животных увеличивалась примерно на 50%), а при повышенной температуре (20°С) коэффициент был еще выше (0,76). У Mnemiopsis mccradyi наиболее быстрый рост отмечен при температуре 26°С. При самой высокой скорости роста за 10 сут $k = 0{,}78$; в последующие 10 дней он снизился до 0,23 и до 0,07 в следующие 20 сут. При самой высокой скорости роста у молодых животных Рив и Уолтер отмечали удвоение биомассы за сутки; скорость роста близка, по их мнению, к известной для Thalia democratica.

Коновер и Лалли [271, 272] также изучали рост хищного зоопланктона на крылоногом моллюске Clione limacina. Определив зависимость между размерами тела, сухой массой и калорийностью у Clione и его пищи Limacina, Коновер и Лалли смогли рассчитать скорость и эффективность роста. Темп роста и окончательный размер Clione больше зависят от размера добычи, чем от ее обилия, т. е. явно выбирается более крупная добыча, а скорость питания, зависящая от размера добычи, влияет на скорость роста.

Рост — экспоненциальный и описывается тем же уравнением, что и для растительноядных видов, однако определение скорости роста в лаборатории затруднено из-за большой индивидуальной изменчивости поведения Clione: некоторые особи быстро росли с самого начала эксперимента, затем рост замедлялся, другие же сначала не росли, а затем росли медленно; масса некоторых экземпляров уменьшалась. Икеда [628] также описывает уменьшение длины тела при недостатке пищи у хищника — хетогнаты Sagitta elegans и приводит сходные данные по Sagitta hispida (Рив) и Clione (Лалли). Такая картина нехарактерна для животных с прочным экзоскелетом, у которых при недостатке пищи начинают расходоваться резервы.

Рост Clione был рассчитан по следующей формуле:

$$\left(\frac{1}{t_i + 1^{-t_i}} \ln \frac{W_{i+1}}{W_i}\right),$$

где W_i — масса в момент t_i; W_{i+1} — масса в последующий момент времени t_{i+1}.

Несмотря на большой разброс данных при близких к оптимальным температурах, значения могли быть очень высокими и достигали 0,4 по сухой массе. Валовая эффективность роста (K_1) также могла быть очень высокой (0,7 по сухой массе, максимально 0,8 по калорийности). Однако, поскольку величины чистой эффективности (K_2) не были необычно высокими, большие значения K_1, вероятно, связаны с исключительно высокой усвояемостью пищи: Clione при питании выделяет очень мало фекалий (см. гл. 6).

Согласно Коноверу и Лалли, у Clione не обнаружено значимой зависимости, описывающей снижение эффективности роста с увеличением размеров тела или рациона. Если Clione получает достаточно пищи подходящей величины, эффективность не снижается, по мере того как моллюск растет и поедает больше пищи. Несомненно,

уровень метаболизма этого животного зависит от рациона; опыты показали явное увеличение интенсивности дыхания при кормлении. Некоторые колебания скорости дыхания в зависимости от сезона и района были, вероятно, связаны в основном с обилием пищи. В границах естественного широкого ареала этих животных температура почти не оказывает влияния на интенсивность метаболизма. Clione, по-видимому, приспосабливает свой «стандартный» уровень к температуре среды.

Ниже приведены зависимости между скоростью роста, метаболизмом и потреблением пищи [267, 272, 1020].

Нормальная зависимость между метаболизмом и массой имеет следующий вид:

$$G = \frac{\Delta W}{\Delta t} T = \alpha W^{t},$$

где R — рацион; p — отношение количества ассимилированной пищи к количеству потребленной пищи; T — метаболизм; G — рост; W — масса.

Однако

$$pR = T + \frac{\Delta W}{\Delta t},$$

$$K_1 = \frac{\Delta W}{\Delta t R}.$$

Приняв, что рацион описывается уравнением Ивлева, получим

$$\frac{\Delta W}{\Delta t R} = e^{-a-bR}$$

или

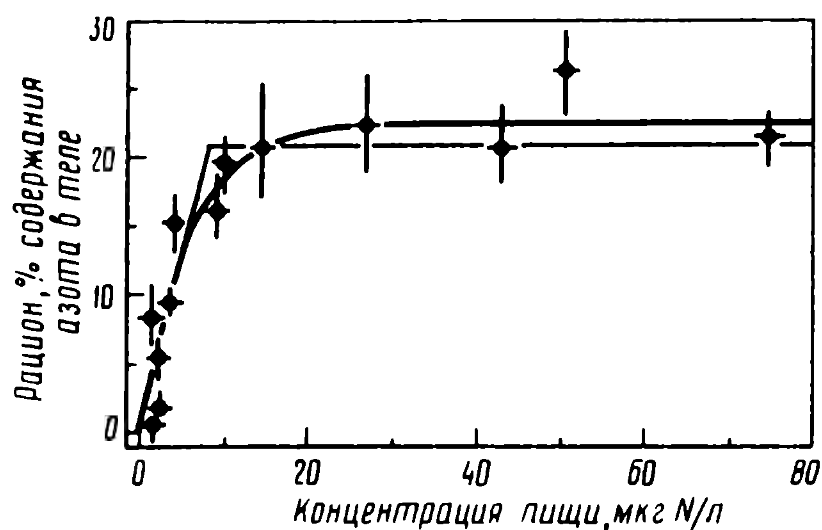
$$\frac{\Delta W}{\Delta t} = Re^{-a-bR}.$$

Следовательно,

$$T = R(p - e^{-a-bR}).$$

Таким образом, если известны рацион, усвояемость и рост, метаболизм можно рассчитать и проверить экспериментально.

Другой энергетический бюджет может быть оценен по результатам Корнера и др. [285], изучавших рост и метаболизм Calanus helgolandicus, которых содержали на науплиях Elminius. Суточный рацион возрастал с увеличением концентрации пищи согласно уравнению Ивлева и критической («пороговой») концентрации пищи не наблюдалось. Максимальный рацион по азоту был эквивалентен 22,4% азота тела (рис. 7.22). Потребление пищи было сбалансировано с выделением фекалий и экскрецией, когда Calanus потребляли количество пищи, эквивалентное 7,8% азота тела. Было определено количество науплиев Elminius, съеденное за 24 ч, и рассчитана валовая эффективность роста (K_1) исходя из содержания азота в съеденном корме (предварительно было найдено среднее содержание азота в одном науплии) и увеличения содержания азота в теле Calanus за этот период. При максимальном рационе $K_1 = 0,49$ (т. е. 49%).



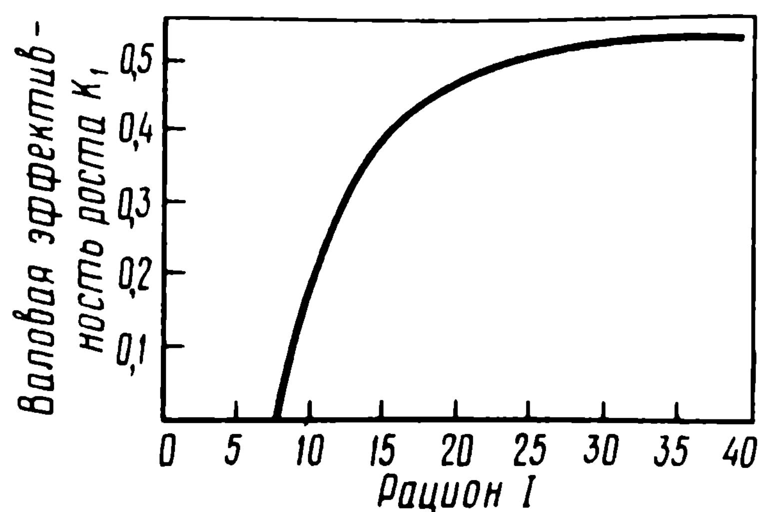


Рис. 7.22. Рационы, выраженные в процентах содержания азота в теле взрослых самок Calanus при питании науплиями Elminius. Жирная кривая построена по уравнению Ивлева (1955). Горизонтальные и вертикальные отрезки — границы 95%-ных доверительных интервалов [285]

Рис. 7.23. Валовая эффективность роста K_1, рассчитанная по отношению G/I при разных значениях суточного рациона I [285]

При суточном рационе, эквивалентном 7,8% азота тела, $K_1 = 0$, поскольку в этом случае наступает равновесие (вся ассимилированная пища расходуется на окислительный метаболизм). С увеличением рациона K_1 возрастает, достигая примерно 0,5 при максимальном рационе (рис. 7.23).

Корнер с соавторами указывают, что такая величина валовой эффективности роста значительно превышает полученную Батлером и др. [268] при кормлении Calanus в период естественного весеннего цветения диатомей. В этой работе был выполнен расчет баланса азота и фосфора для Calanus. За два года (1969 и 1970) валовая эффективность роста по азоту была равна соответственно 33 и 27%, а по фосфору — 28 и 17%. Более низкие величины валовой эффективности роста во второй год могли быть связаны с тем, что рост измеряли только у V и VI стадий, в то время как в 1969 г. был оценен весь жизненный цикл. Общепризнано, что для поздних копеподитов величины K_1 ниже.

Корнер с соавторами [285], комментируя низкие величины валовой эффективности роста, полученные Батлером и др., указывают, что при питании копепод в естественных условиях они должны были получать в сутки всего примерно 13% азота тела. При таком же суточном рационе Корнер и др. в более поздней работе получили $K_1 = 0{,}33$. Как и в других случаях исследования энергетических бюджетов, доля потребленной пищи, пошедшая на метаболизм, оказалась высокой. Экскреция азота возрастает с увеличением рациона, и при максимальном рационе (эквивалентном 22,5% азота тела) составляет примерно 11,5% азота тела, т. е. на метаболизм должно идти около 50% всего потребленного азота.

Некоторые исследователи рассматривают детрит как дополнительную пищу, например зимой, когда пищи мало. Есть основания полагать, что усвояемость детрита ниже, чем живого корма. Фергюсон

[402] приводит некоторые предварительные данные об эффективности роста на детрите. Она сравнила эффективность роста Neomysis integer (длиной 8—10 мм) при кормлении животной пищей и «искусственным» детритом (погибшая культура водорослей). При потреблении искусственного детрита количество выделений по отношению к количеству потребленной пищи было выше, а валовая эффективность роста — очень низкой (в среднем 7,5%) по сравнению с эффективностью при потреблении животного корма (в среднем 27,5%). Эффективность роста на животном корме сравнима с результатами Клаттера и Тейлакера [250], которые получили при содержании мизиды Metamysidopsis elongata на артемии величины K_1 в диапазоне 19—29%. Рост оценивался по размеру уроподов; зависимости между длиной уроподов и длиной тела и между длиной тела и массой были получены ранее. И здесь основной статьей расхода в энергетическом бюджете было дыхание (табл. 7.20). Фергюсон попыталась рассчитать энергетический бюджет для мизиды на смешанном корме; результаты можно рассматривать только как предварительные, поскольку потери при экскреции прямо не измерялись. Однако относительно высокие траты на метаболизм согласуются с данными для других планктонных животных (см. табл. 7.20).

Таблица 7.20. Энергетический бюджет двух видов мизид [250]

Функция	Использованная энергия, %		Функция	Использованная энергия, %	
	Metamysidopsis elongata	Neomysis integer (длина 12—14 мм)		Metamysidopsis elongata	Neomysis integer (длина 12—14 мм)
Рост	19	13	Потеря с фекалиями		21
Метаболизм	55	52	Предполагаемая потеря с экскрецией		14
Линьки	7				
Продуцирование яиц	19				

Степьен [1298] изучал эффективность роста хищного зоопланктона на личинках спаровой рыбы Archosargus rhomboidalis. Количество съеденной пищи оценивалось по числу жертв и средней сухой массе одного пищевого объекта в кишечнике; среднесуточный прирост личинок рыб был рассчитан по изменениям длины личинок рыб в культуре и соотношению их длины и массы. В течение 10 сут средние значения K_1 при трех экспериментальных температурах (23—29°C) составили 23,9—30,6%. Хотя с ростом температуры K_1 несколько уменьшался, различие было незначительным.

Рив и Уолтер [1134] показали, что высокое содержание воды и минеральных веществ гребневиков может вызвать серьезные ошибки при определении эффективности роста. Содержание органического углерода может быть очень низким — всего 2% сухой массы по сравнению с более чем 40% в пище (копеподах). Рив с сотрудниками

оценивали эффективность роста Mnemiopsis по углероду, которая составила от 7% при наименьшей плотности пищи (три копеподы на 1 л) до 2% при наибольшей плотности (300 копепод на 1 л). Эффективность роста Pleurobrachia с увеличением концентрации пищи менялась от 11 до 3%.

Даже при тех концентрациях пищи, при которых усвояемость заведомо высока, эффективность роста мала по сравнению с другими планктонными животными. Однако гребневики растут с такой же скоростью, что и те виды зоопланктона, для которых характерна высокая эффективность роста, но потребности в энергии у Pleurobrachia высоки. Согласно Риву и Уолтеру, для удовлетворения метаболических потребностей этим животным требуется примерно 63% поглощенной пищи, даже при высокой усвояемости. Количество живого вещества, необходимого для обеспечения энергией процесса движения гребневика, относительно невелико, следовательно, очень большая доля потребленной пищи направляется на удовлетворение энергетических потребностей.

БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ПУТИ МЕТАБОЛИЗМА

Основные положения

Изучая отношения O/N у зоопланктона, Коновер и Корнер [268] проанализировали изменения содержания липидов как метаболического субстрата (см. выше). Они подчеркнули важность точного знания основного биохимического состава видов зоопланктона для изучения вторичной продукции.

На ранних этапах изучения основного состава зоопланктона основное внимание уделялось липидам из-за их вероятной роли как пищевого резерва; в противоположность этому прямой анализ углеводов выполнялся редко. Ранние данные относительно основного биохимического состава зоопланктона довольно неполны. Первоначально субстратом дыхания обычно считали либо углеводы, либо липиды, либо их смесь. К сожалению, в большинстве ранних работ по основному биохимическому составу анализировался смешанный зоопланктон или смесь видов одного таксона (например, копепод). Очень много работ выполнено на отдельных видах, но и в них часто анализировались только белки или липиды, причем нередко не из одного и того же лова. Более того, данные по содержанию белков весьма сомнительны, поскольку азот определяли по Кьельдалю, а содержание белка рассчитывали, принимая, что в белке содержится 16% азота. На самом деле содержание азота в белке может колебаться от 12 до 20%. Хотя прямые методы оценки содержания белка (биуретовая реакция и метод Фолина) небезупречны, они точнее методов, основанных на анализе азота. В табл. 7.21 приведены некоторые ранние данные по биохимическому составу зоопланктона.

Желательно проводить биохимический анализ на только что пойманном зоопланктоне, но это не всегда возможно или удобно. Пробы, выполненные в лаборатории автора, показали, что результаты

анализа материала, зафиксированного такими стандартными фиксаторами, как формалин и спирт, весьма ненадежны [см. также 448]. Если свежего зоопланктона нет, необходимо использовать сублимированный материал или зоопланктон, законсервированный методом глубокого замораживания (—20°С). Бомстедт [59] описывает некоторые модификации методов анализа с использованием сухого зоопланктона.

При любом исследовании основного биохимического состава необходимо рассматривать сезонные изменения в течение года. На морских ракообразных, даже на бентосных видах, проведено очень мало исследований, касающихся сезонных изменений всех биохимических фракций. Исключение составляет работа Барнса и др. [82]. До сравнительно недавнего времени изучением биохимического состава зоопланктона никто из ученых не занимался, однако Орр [996, 997] выполнил интересное исследование, проследив за содержанием белков и липидов у двух видов копепод в течение длительного времени. Содержание белков у калянуса колебалось от 30 до 78% сухой массы; содержание жира могло меняться в 4 раза (см. табл. 7.21). Значительные изменения отмечены и для Euchaeta, хотя диапазоны и не столь велики. Накаи [961] (см. табл. 7.21) по-

Таблица 7.21. Основной биохимический состав морского зоопланктона [1100]

Вид	Угле-воды*	Липи-ды*	Белки*	Хитин*	Зола*	Источник
Копеподы	20	7	59	4,7	9,3	Brandt, 1898
»	—	—	—	4,0	14,8	Brandt and Raben, 1919—1922
Euchaeta norvegica	—	18—36	31—44	3,1—5,0	3,6—4,4	[996]
Calanus finmarchicus	—	10,5—47	30—77	3,0	4,0	[997]
Копеподы	0—4,4	4,6—19,2	70,9—77	—	4,2—6,4	[718]
Сагитты	13,9	1,9	69,6	—	16,3	
Копеподы (в основном Acartia sp.)	—	9,5	—	12,6	—	Lafon et al., 1955
Calanus helgolandicus	—	11,0	75,2	—	2,8	[961]
Calanus plumchrus	—	53,3	34,8	—	2,4	
Paracalanus parvus	—	19,1	70,1	—	2,9	
Pseudocalanus elongatus	—	17,3	71,5		2,3	
Euchaeta japonica	—	33,7	51,8	—	2,1	
Acartia clausi	—	5,8	82,6	—	3,3	
Euphausia pacifica	—	2,7	79,3	—	7,1	
Euphausia superba	6—28	11—26	55—61	—	8,0	
Mysis microphthalma**	13	32	52	—	3,0	[1396]
Paramysis loxolepis**	13	27	52	—	8,0	[1396]
Calanus helgolandicus	9	46	43	—	2,0	

Примечание. За исключением работы Крея [718], немногочисленные данные по углеводам получены преимущественно по разности, а не прямым методом.

* % сухой массы.
** Каспийское море.

казал, что содержание жира и белка может значительно колебаться в зависимости от вида зоопланктона. Он был одним из первых исследователей, высказавших мысль, что жир и белок могут взаимно дополнять друг друга.

К сожалению, ни Орр, ни Накаи не проводили прямых оценок углеводов. Крей [718], один из первых, кто занимался определением содержания углеводов, получил для копепод очень низкие значения, хотя для Sagitta они оказались несколько выше. Некоторые данные по содержанию углеводов приводит Виноградова (см. табл. 7.21), однако они, по-видимому, были получены по разности, а не прямым анализом. Работы Раймонта и Кришнасвами [1105], а также Раймонта и Коновера [1102] показали, что у некоторых видов зоопланктона (Calanus spp., Neomysis, Meganyctiphanes, Thysanoessa, Euchaeta) суммарное содержание углеводов очень низко. Необходима была информация о сезонных изменениях каждого из биохимических компонентов для отдельного вида. Исследование солоноватоводной полупланктонной мизиды Neomysis integer [1109] подтвердило, что содержание углеводов в течение всего года остается низким (в среднем 2% сухой массы). Несмотря на некоторые колебания, максимальное содержание не превышало 3% сухой массы тела. Содержание золы и хитина в течение всего года составляло около 7—8% массы тела; содержание жира в разные месяцы менялось от менее 7% до максимум 14% (среднее значение 13% сухой массы тела). Основной функцией был белок (в среднем 71%); средние месячные значения составляли 60—73% сухой массы тела.

Исследования, проведенные на других неритических мизидах, дали очень сходные результаты. Для Leptomysis lingvura — прибрежного средиземноморского вида, которого исследовали в течение всего нескольких недель, получены следующие средние значения: белок — 70, липиды — 11, углеводы — 2% [1107]. Почти такой же состав Сегуин [1239] определил у мизиды Praunus flexuosus из британских прибрежных вод. Ли и Чин [753] приводят очень сходные результаты для Neomysis awatchensis. Предварительные результаты (Раймонт, неопубликованные данные) по мизиде Acanthomysis sculpta, распространенной у берегов Калифорнии, также свидетельствуют о в общем сходном составе.

Хотя такой основной биохимический состав, возможно, типичен для некоторых прибрежных мизид, состав разных таксонов зоопланктона открытого океана может значительно различаться. Биохимический анализ зоопланктона, собранного во время океанографических рейсов, законсервированного методом глубокого замораживания или сублимацией, а затем исследованного, дал информацию о планктоне открытого океана. У некоторых планктонных декапод (например, Acanthephyra, Gennadas, Sergestes, Systellaspis, Funchalia, Oplophorus) основную фракцию составляет белок, доля которого обычно превышает 50 или даже 60% сухой массы тела. Содержание липидов изменчиво (от 10 до более 20%), однако углеводов очень мало, обычно около 2% сухой массы тела. Результаты некоторых предварительных исследований широко распространенных батипелагиче-

ских мизид Eucopia и Gnathophausia показывают, что содержание липидов может быть значительно выше, особенно у Eucopia, однако основным компонентом все же остается белок, а углеводов так же мало, как и у других видов зоопланктона [см. 234].

На рис. 7.24 показано отношение содержания (в % суммарного органического вещества) углеводов, липидов и белков у нескольких видов. Дональдсон [346], исследовавший сергестид, пойманных у Бермудских островов, в общем подтвердил значения для некоторых декапод. Содержание белка колебалось от 65,7% сухой массы у

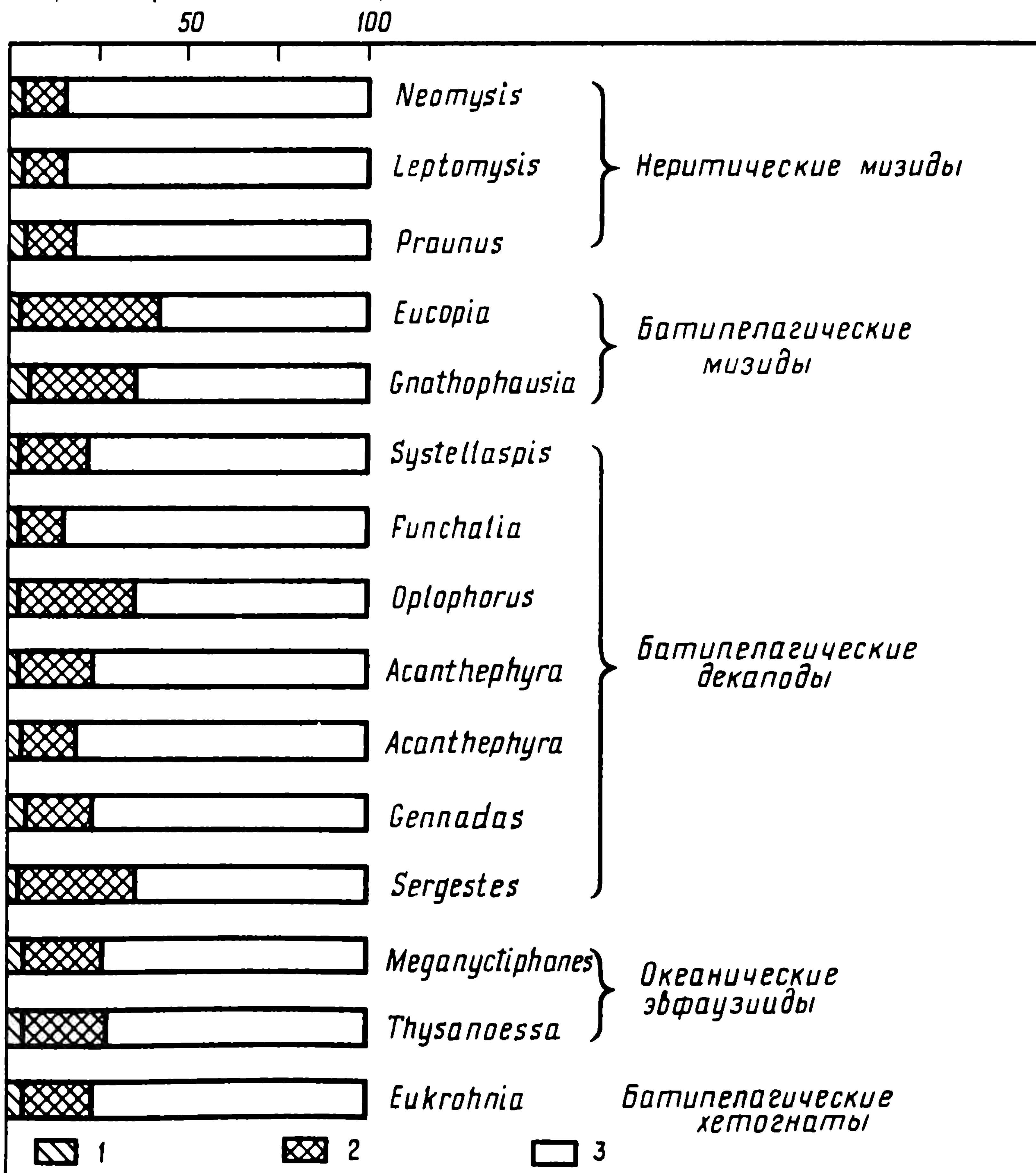


Рис. 7.24. Содержание углеводов, липидов и белков у разных видов планктонных животных [в % общего содержания органического вещества (исключая хитин)] [1115]:

1 — углеводы; *2* — липиды; *3* — белки

Sergestes splendens до 58,6% у S. grandis; у S. japonicus оно было значительно ниже (около 47%), однако многие особи были в довольно плохом состоянии. В содержании белка у S. splendens отмечена некоторая сезонная изменчивость (71,5—62,7%). Среднее содержание липидов было умеренным (у S. robustus оно максимально для пяти исследованных видов и составляет 12,7%), а сезонные колебания сравнительно невелики. У всех сергестид содержание углеводов было низким и не превышало 2,5% сухой массы. Дональдсон считает, что у видов, совершающих суточные вертикальные миграции большой амплитуды, содержание белков выше. Это, возможно, связано с тем, что они могут питаться в верхних слоях воды, богатых пищей, и у них лучше развита мускулатура.

Часто считают, что у зоопланктона высоких широт содержание липидов особенно высоко; это мнение подтверждают данные, полученные Коновером с сотрудниками, Икедой, Ракуса-Сущевским и др. Изучение сезонных изменений биохимического состава бореальной эвфаузииды Meganyctiphanes norvegica в течение 6 мес в норвежских и 11 мес в шотландских водах показало, что в обоих районах общий характер изменений состава одинаков [1114, 1116]. Основной компонент — белок, на долю которого приходилось до 57% сухой массы тела; содержание жира колебалось (10—29%), углеводов было очень мало (2%).

Изменения содержания липидов свидетельствовали, что они могли запасаться, когда пища была в изобилии, а затем частично расходоваться в качестве метаболического субстрата при недостатке пищи, а частично — на формирование гонад.

По данным Роже [1168], определявшего содержание суммарного азота у Meganyctiphanes из Средиземного моря, белок составлял 51—69% сухой массы (если считать, что весь азот содержится в белке). Липиды не определялись. Бомстедт [61] проанализировал Meganyctiphanes из Корс-фьорда (Норвегия) и получил очень сходный средний биохимический состав, хотя зольность оставалась в течение года почти постоянной. Также довольно постоянными оказались содержание хитина и очень небольшое количество углеводов. Основным и значительно превосходящим остальные компонентом был белок, а наиболее изменчивым — липиды. И Раймонт с соавторами, и Бомстедт отмечают увеличение содержания липидов в октябре до максимума — 19—25% сухой массы тела и последующее уменьшение до минимума в марте (около 10%). Бомстедт установил, что содержание жира оставалось довольно низким вплоть до июля, а затем равномерно возрастало. В работах Раймонта и др. отмечены некоторые незначительные колебания содержания жира, предшествовавшие увеличению в конце лета — осенью. Бомстедт отмечает высокую корреляцию между содержанием липидов и сухой массой тела с июля по декабрь, свидетельствующую о тесной зависимости между запасанием и расходованием липидов и массой тела. Хотя повышенное содержание липидов в период сравнительного обилия пищи может быть связано с развитием гонад, а при нересте они интенсивно расходуются, Раймонт, а также Бомстедт объясняют заметное уменьшение содер-

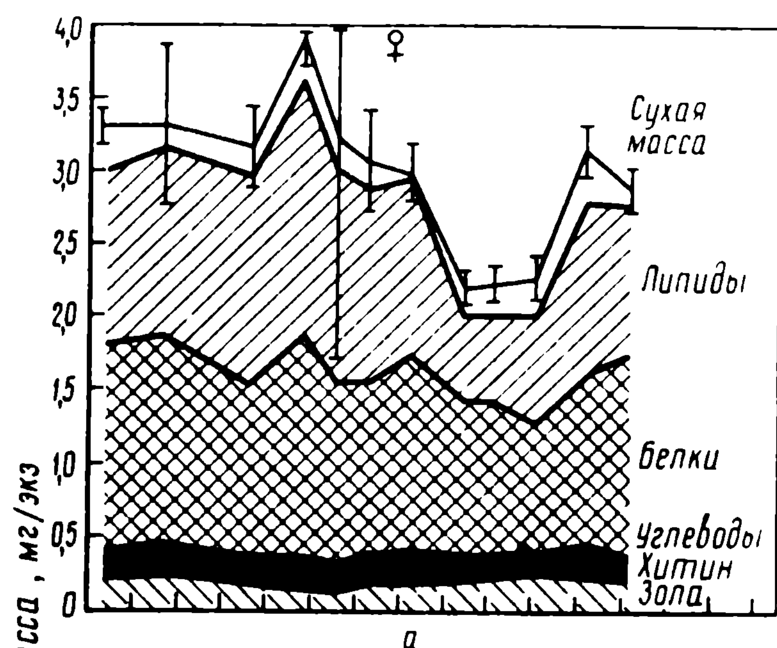
жания жира зимой и ранней весной тратами на метаболизм в период очень ограниченного количества пищи.

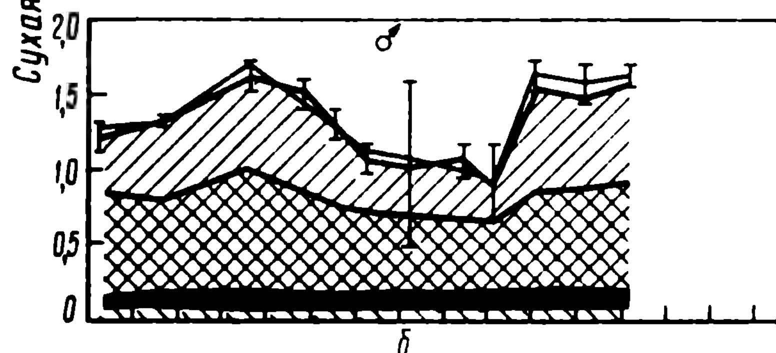
Такие же изменения биохимического состава характерны и для антарктического криля Euphausia superba, хотя сборы по этому виду гораздо менее полны. Раймонт и др. [1117] обнаружили, что у криля, пойманного антарктическим летом, основным биохимическим компонентом был белок, составлявший в среднем 50% сухой массы тела, а содержание углеводов было очень низким (менее 5%). В декабре зола составляла 17%, хитин — примерно 4% сухой массы.

Наиболее изменчивый компонент — липиды, составлявшие у разных особей от 6 до 33% сухой массы. В содержании липидов отмечены также сезонные колебания. В начале сезона (декабрь) среднее содержание было относительно низким (13%), но со временем (январь) оно почти удвоилось. Позднее содержание липидов еще больше увеличилось и у отдельных экземпляров к концу февраля превысило 40% сухой массы [403]. Фишер [410], наблюдавший за E. superba в течение двух месяцев, получил более низкие значения — 3—21% сухой массы тела. Максимальное содержание липидов у Euphausia superba, по данным Виноградовой [1396], составляет 26%, у ювинильных особей значительно ниже (2,5% сухой массы тела).

Отчетливое увеличение содержания липидов, отмеченное Фергюсон и Раймонтом весной и летом Южного полушария, могло свидетельствовать о том, что при активном питании фитопланктоном криль запасает жир и расходует его в период нехватки корма. Эту интерпретацию подтверждают ранее проведенные наблюдения Литлпейджа [773] над высокоантарктическим видом Euphausia crystallorophias. Он обнаружил, что липиды составляют 9—35,5% сухой массы тела; это сравнимо с результатами, полученными для E. superba и Meganyctiphanes. Данные Литлпейджа показывают, что вслед за периодом максимального содержания липидов в конце лета и осенью (около 35% сухой массы тела) наступает период более или менее равномерного его уменьшения, охватывающий всю зиму; содержание липидов достигает минимума в начале весны, непосредственно перед вспышкой фитопланктона. Изучая изменение содержания липидов у антарктической копеподы Euchaeta antarctica, Литлпейдж наблюдал значительные колебания, но другого характера. Содержание липидов, особенно в дорсальной жировой капле, возрастало с середины июня (18% массы тела) до максимума (46%) в августе, однако этот пик был связан с продуцированием яиц. Образовавшиеся яйца очень богаты желтком и при их вымете содержание липидов в теле резко снижается. За исключением этого изменения, связанного с продуцированием яиц, в остальное время года содержание липидов почти не меняется (34—39%).

Бомстедт и Меттьюс [60, 63] изучали сезонные изменения массы тела и биохимического состава у родственного бореального вида Euchaeta norvegica из Корс-фьорда (Норвегия). Основными компонентами у поздних копеподитов во все сезоны были белок и липиды. Содержание углеводов редко превышало 2% сухой массы тела; у взрослых самок, самцов и копеподитов V стадии содержание золы





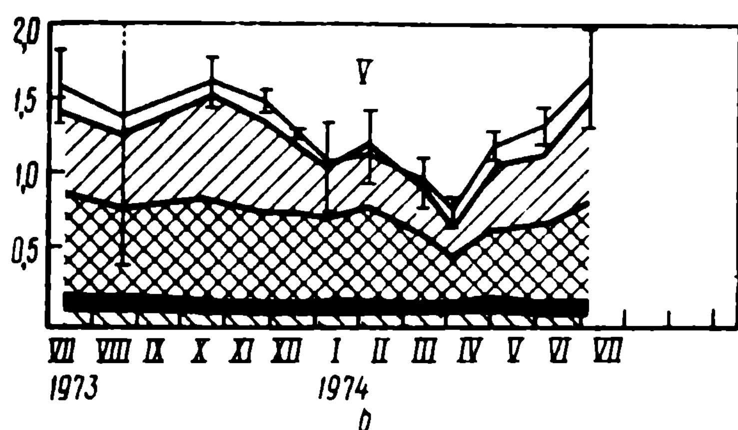


Рис. 7.25. Средние значения сухой массы и содержания биохимических компонентов у Euchaeta norvegica за 13 мес [63]:

а — самки; *б* — самцы; *в* — копеподиты V стадии

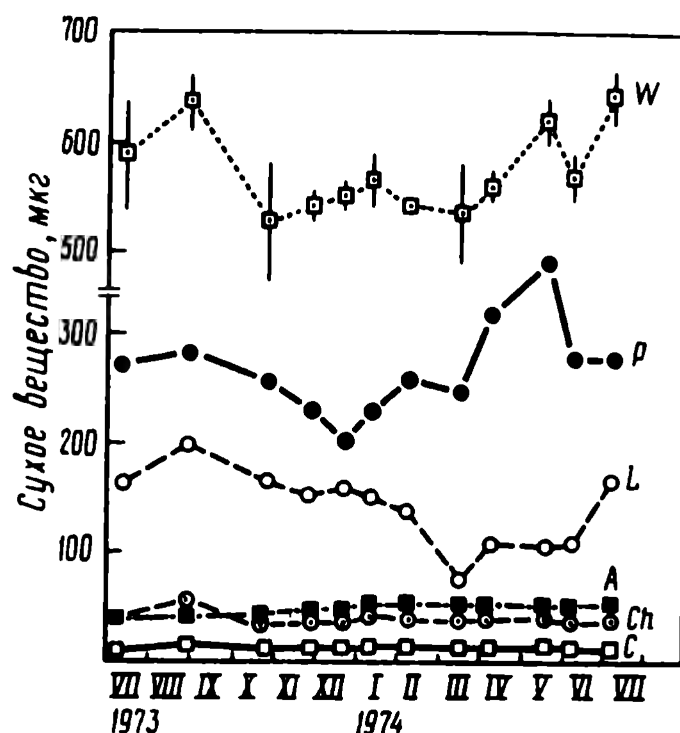


Рис. 7.26. Сезонные изменения средней массы особи *W*, среднего содержания белка *P*, липидов *L*, золы *A*, хитина *Ch* и углеводов *С* у взрослых самок Chiridius armatus.

Если содержание хитина и углеводов прямо не определялось, приведены средние значения. Вертикальные отрезки обозначают ±1 стандартное отклонение [62]

составляло 6—7% (редко более 10%), а хитина — всего около 5%. У копеподитов IV стадии содержание золы и хитина специально не определяли, однако по разности они оказались несколько выше. Содержание белка варьировало от 43 до 53%, а среднее содержание липидов у копеподитов IV стадии составляло 21% массы тела, так что на долю этих двух компонентов приходилось до $^2/_3$ массы, в то время как на более поздних стадиях белок и липиды могли составлять до 80%. Содержание белка у самок составляло 36—47%, у самцов 41—55, у копеподитов V стадии 39—50, липидов у самок 26—47, у самцов 29—43, у копеподитов V стадии 24—43% (рис. 7.25).

В то время как содержание белка до некоторой степени зависело от массы тела, содержание липидов, которое было более изменчивым, сильнее влияло на массу тела, которая увеличивалась от низких значений у поздних копеподитов весной (примерно в апреле) до максимальных значений примерно в июле со вторым максимумом в ноябре. Это было особенно заметно у самок. Увеличение содержания в первую очередь липидов может быть связано с созреванием гонад. Во фьорде отмечено два периода нереста: первый начинается в июне—июле, второй, более интенсивный, — в ноябре—декабре. Бомстедт и Меттьюс определили соотношение белков и липидов и нашли,

что его сезонные изменения были в общем сходными у самцов, самок и у копеподитов V стадии, т. е. условия среды влияли на них одинаково. Однако у самок изменения были более заметны, что свидетельствовало о влиянии процесса созревания гонад и последующего нереста на величину липидных резервов (ср. данные Литлпейджа для Euchaeta antarctica). В яйцах Euchaeta norvegica содержалось больше жира, чем в тканях самок (38—49% белка, 50—58% липидов, около 2% углеводов).

Бомстедт указывает, что, поскольку самцы Euchaeta не питаются, они вынуждены использовать для окислительного метаболизма свои резервы. Основным резервом является жир, представленный преимущественно восковыми эфирами (см. ниже). Минимальное количество липидов, необходимое для выживания, составляет примерно 21% массы тела, максимальное — 43%. Принимая, что интенсивность дыхания у самцов такая же, как у самок, Бомстедт подсчитал, что самец Euchaeta расходует на метаболизм 6 мкг жира/мг сухой массы в сутки и через 20 сут в живых могло оставаться около 50% самцов, а спустя 41 сут все самцы должны умереть.

Изучались также сезонные изменения биохимического состава некоторых других видов зоопланктона из Корс-фьорда. Бомстедт [62] попытался скорректировать изменения состава с двумя основными факторами — количеством пищи и репродуктивным циклом. У самок относительно глубоководной хищной копеподы Chiridius armatus среднегодовое содержание белка составляло 46%, липидов 24% сухой массы. Содержание углеводов было низким (2%), как и у всего зоопланктона. Сезонная изменчивость наиболее характерна для липидов (рис. 7.26). Сухая масса максимальна летом и минимальна зимой, такой же характер изменчивости отмечен для липидов. Размножение начиналось в сентябре и продолжалось до марта, однако не ясно, связаны ли изменения содержания жира с репродуктивным циклом. Однако Бомстедт наблюдал, что у некоторых видов зоопланктона из Корс-фьорда в конце зимы и весной содержание жира очень низкое (см. ниже), это могло быть связано с тратами на метаболизм, когда корма очень мало.

У Boreomysis arctica из Корс-фьорда среднее содержание белка составляло 38%, липидов — несколько меньше (34%), содержание углеводов вновь оказалось очень низким (2%). Осенью и зимой жир становился основным компонентом (рис. 7.27), но с середины зимы до лета его содержание уменьшалось. Сухая масса тела максимальна осенью, когда содержание жира высоко. Низкие значения в начале весны могли быть связаны с недостатком пищи. Различия в биохимическом составе между самками с марсупиумом и без него были незначительными, т. е. созревание гонад и продуцирование яиц — не основные факторы, определяющие изменения состава.

У Eukrohnia hamata основным компонентом был белок (39%), липидов содержалось несколько меньше (32%), углеводов очень мало (1,5%), однако было много золы (примерно 18% сухой массы), что, вероятно, отражало высокое содержание воды (рис. 7.28). По-прежнему наиболее изменчивым компонентом были липиды, мак-

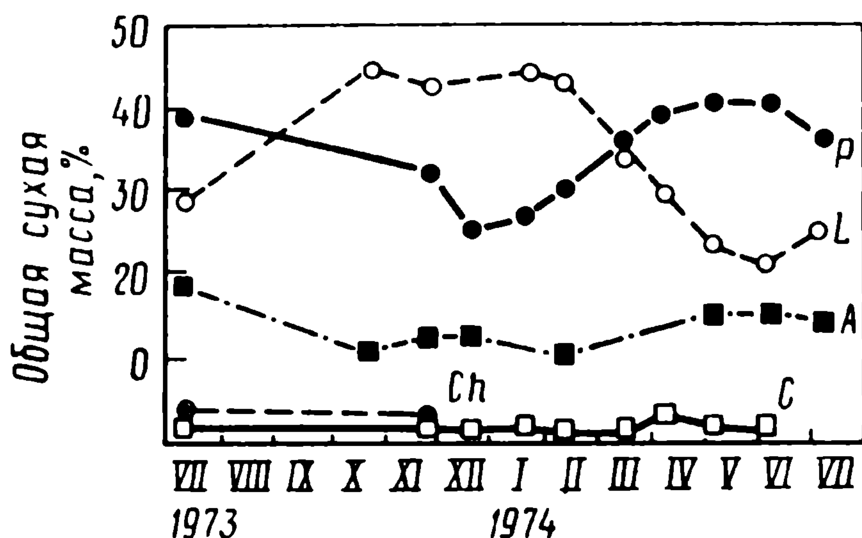


Рис. 7.27. Сезонные изменения среднего содержания белка, липидов, золы, хитина и углеводов у молоди Boreomysis arctica [62]

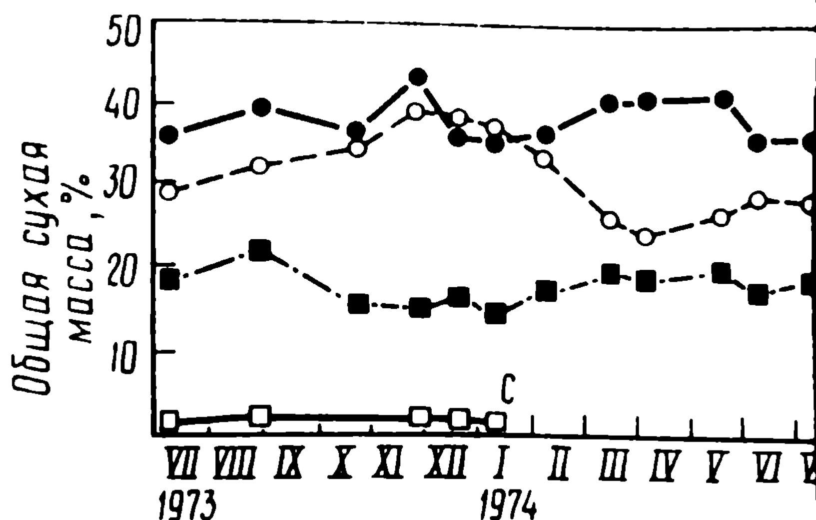


Рис. 7.28. Среднее содержание бел липидов, золы и углеводов у Eukroh hamata (сухая масса 6 мг) [62]

симальное их содержание отмечено осенью — зимой, минимальное - зимой—весной. У половозрелых и неполовозрелых особей характ изменений одинаков, и Бомстедт полагает, что это отражает нако ление жира летом и в начале зимы, когда пищи много, и его истощ ние в зимне-весенний период, когда ее становится мало. Некотор количество жира расходуется при размножении.

Чайлдресс и Нюгорд [234] изучали биохимический состав нек торых мезопелагических видов зоопланктона у Южной Калифорни Результаты подтвердили очень низкое содержание углеводов; у глуб ководного планктона содержание жира было выше, чем у мелково ного (6—20% сырой массы для видов, обитающих на глубине 400- 800 м). Чайлдресс и Нюгорд приводят следующие величины соде жания липидов (в единицах обеззоленной сухой массы): 40% д Gnathophausia ingens и G. gracilis, 56% для Notostomus, 49% д Hymenodora и 35% для Bathycalanus princeps, хотя у некоторых в дов они были ниже (например, у Sergestes spp. — 16—24%, Gaussia - 22%). Однако содержание жира и других компонентов необходи рассматривать относительно сырой массы организмов, посколь содержание воды и суммарного органического вещества резко коле лется; например, для Notostomus характерна редукция экзоскелета органического вещества и фактически отрицательная плавучес У Gigantocypris agassizii содержание воды исключительно высок Для животных, обитающих на промежуточных глубинах, характер высокая калорийность, однако у обитателей самых больших глуб содержание жира и калорийность уменьшаются. Отмечена отчетлив тенденция к уменьшению содержания белка с увеличением глуби обитания. Например, у Notostomus и Hymenodora оно составля соответственно всего 24 и 29% обеззоленной сухой массы, у Gnath phausia spp. достигало 36%, а у Gaussia — 51%. Авторы считают, ч обнаруженное ими уменьшение содержания белка может быть св зано с большой глубиной обитания.

Чайлдресс и Нюгорд связывают содержание белка с интенс ностью дыхания и считают, что замедление дыхания частично о словлено уменьшением содержания белка, редукцией активно мета лизирующих тканей и снижением плотности. С глубиной относите

ная плавучесть уменьшалась (достигая очень незначительных значе ний или даже становясь отрицательной). Липиды могут замещать і теле жидкости с нейтральной плавучестью. При уменьшении отно сительной плавучести расход энергии уменьшается, что позволяет животным оставаться в покое, хотя их дыхательная активность может быть достаточно высокой. Однако для глубоководных видов у которых содержание жира и калорийность ниже, чем у форм населяющих средние глубины, относительно крупные размеры, по мнению Чайлдресса и Нюгорда, более важны, чем отрицательная плавучесть. Мускулатура у этих видов развита слабо, а калорийность низка, однако они могут достигать на глубине сравнительно крупных размеров, потребляя при этом мало пищи. Количество запасаемой энергии, если учесть относительно низкие траты на дыхание и отсутствие заметных вертикальных миграций, высоко.

Мэзо и Мартин [880] отмечают отсутствие информации о минеральном составе и его значении для зоопланктона, за исключением исследований, в задачу которых входит изучение радиоактивных элементов. Они показали, что в разных видах зоопланктона содержатся совершенно различные неорганические компоненты, но причины этого неясны. Хотя зоопланктон и не обладает столь ярко выраженной способностью накапливать элементы, как фитопланктон, аккумуляция все же происходит. Из четырех металлов, содержание которых в морской воде велико, калий накапливается, а натрий, кальций и магний отвергаются Calanus и Sagitta. Из четырех следовых элементов Sagitta почти в одинаковой степени накапливает железо, марганец и медь (коэффициенты концентрации выше 70), а концентрация цинка в ее теле более чем в 1000 раз выше, чем в окружающей воде. У Calanus коэффициент концентрации для железа — 630, для меди — примерно 1500, для цинка — 2500. Хотя некоторые из этих металлов представляют собой часть ферментных систем, только этим такие концентрации объяснить невозможно. Некоторые металлы скорее абсорбируются на поверхности тела, чем включаются в ткани. Этот случай рассматривал Мартин [855], который показал большое разнообразие коэффициентов концентрации для различных элементов; среди накапливаемых в больших количествах металлов были, например, свинец, железо, кадмий и цинк; однако он не учитывал значительных межвидовых различий в способностях животных накапливать определенные элементы. Мартин указывает на повышенную концентрацию некоторых металлов, абсорбируемых на сбрасываемых экзувиях, особенно у таких массовых планктонных животных, как копеподы.

Среднее содержание цинка в эвфаузиидах Meganyctiphanes norvegica из Средиземного моря достигает 73 мкг Zn/г сухой массы тела [1270]. Примерный расчет с учетом концентраций цинка в морской воде (0,01—1,0 мкг/л, т. 1, гл. 2) свидетельствует, что коэффициент концентрации для Meganyctiphanes равен $1{,}5\cdot10^4$—$1{,}5\cdot10^6$ в зависимости от содержания цинка в воде Средиземного моря. Это значительно больше, чем было получено Мартином для зоопланктона в целом. Смолл и Фоулер обсуждают вопрос о переносе цинка в глу-

бинные слои и его путях. Они считают, что наибольшая часть цинка (36—98% суммарного содержания цинка тела в зависимости от обеспеченности пищей) связана с фекалиями эвфаузиид. Роль экскреции цинка и его потерь при линьке сравнительно незначительна.

Дейвис [324] сделал обзор работ по круговороту тяжелых металлов в зоопланктоне и их токсическому действию. Хотя подробное рассмотрение вопросов загрязнения выходит за рамки настоящей работы, отметим, что тяжелые металлы влияют на рост и развитие некоторых видов планктонных животных. Например, после начальной экспозиции при концентрации 5 мкг Cu/л в течение 4 сут Acartia tonsa откладывала больше яиц, чем в контроле, однако с увеличением концентрации меди продуцирование яиц подавлялось и при 50 мкг Cu/л оно полностью прекращалось; при экспозиции длительностью более 10 сут плодовитость уменьшалась [1136]. У двух других копепод — Pseudocalanus и Paracalanus также появлялись признаки стресса под воздействием ртути и меди.

Молекулярные формы и биохимические связи микроэлементов у зоопланктона исследованы плохо. Джонсон и Браман [655] показали, что лишь очень малая часть общего количества мышьяка тела у Lepas и креветки неидентифицированного вида, обитающей среди саргассовых водорослей, находилась в метилированной форме, в частности в виде диметиларсиновой кислоты. Есть основания считать, что метилированные соединения мышьяка присутствуют у организмов более высоких трофических уровней, а также в фитопланктоне и макрофитах. Например, из Palinurus longipes cygnus выделен арсенобетаин [359]. У креветок Oplophorus более 90% ртути содержится в виде метилртути [735].

Для понимания путей метаболизма у зоопланктона необходимы знания подробного химического состава основных органических компонентов. Очень мало данных относительно основных углеводов, несомненно, отчасти из-за обычно крайне низкого суммарного содержания углеводов у зоопланктона. Предварительный анализ Neomysis integer [1110] свидетельствует, что большая часть (около 50%) общего количества углеводов находится, по-видимому, в форме рибозы из нуклеиновых кислот. На долю гликогена приходится примерно 25%, а в форме свободных пентоз находилось незначительное количество углеводов (5%). В неохарактеризованном остатке не обнаружено глюкозы и галактозы. Мэзо и Мартин [880] согласны с тем, что большая часть незначительного количества углеводов, которое они обнаружили у Calanus и Sagitta, находилась в форме рибозы — производного нуклеиновых кислот. Они обнаружили следовые количества глюкозы.

Липиды

Состав липидов зоопланктона изучен подробно в значительной степени благодаря использованию методов тонкослойной и газожидкостной хроматографии. Жир — важный компонент тела планктона, используемый как резерв и строительный материал. К основ-

ным липидным компонентам планктона относятся триглицериды, рассматриваемые главным образом как резервные запасы; фосфолипиды (преимущественно структурные компоненты клеток); стеролы и в значительно меньшей степени углеводороды. Часто обнаруживаются следы свободных жирных кислот и очень небольшие количества ди- и моноглицеридов. Основной составляющей всех липидов могут быть восковые эфиры, но они отнюдь не универсальны для зоопланктона. У Neomysis integer основные компоненты: триглицериды (34%), фосфолипиды (50%) и стеролы (13%) [1110]; обнаружены также следы свободных жирных кислот, моно- и диглицеридов. Моррис [929] также отметил у Neomysis следы этих липидных соединений и углеводородов; восковые эфиры не обнаружены.

Ли и др. [755] определили, что у копепод, обитающих в субтропиках Тихого океана до глубины около 250 м, суммарное содержание липидов в общем невелико (в среднем 18% сухой массы). Липиды представлены в основном триглицеридами (около 14% суммарных липидов), а восковых эфиров было очень мало (около 2,5% общих липидов). У второй группы копепод (нижне-мезопелагические или батипелагические виды), обитающих обычно глубже 600 м, содержание липидов было гораздо выше (в среднем 40% сухой массы, у некоторых видов свыше 50%). У этих глубоководных видов триглицеридов сравнительно мало (в среднем 4% общих липидов); большая часть липидов представлена восковыми эфирами (в среднем более 60%). Часть копепод, обитающих на глубине около 300—600 м, мигрирует ночью к поверхности. В этой переходной зоне общее содержание липидов у копепод было примерно таким же, как у поверхностных видов; доля восковых эфиров колебалась, а триглицеридов была больше, чем у поверхностных форм.

У каляноидных копепод из умеренных (верхние 200 м) и полярных районов (верхние 500 м) суммарное содержание липидов также высоко (от 25 до более чем 70% сухой массы); основными составляющими липидов были восковые эфиры, триглицериды играли незначительную роль. Это особенно справедливо в отношении полярных копепод, у которых содержание восковых эфиров превышало 60%, а доля триглицеридов обычно ниже 10%. Следовательно, восковые эфиры — основной жировой резерв глубоководных и холодноводных копепод. Эти различия в соотношении восковых эфиров и триглицеридов до некоторой степени характерны для отдельных семейств каляноид. У всех изученных родов семейств Euchaetidae, Lucicutiidae, Heterorhabdidae и Augaptilidae, в основном обитающих в холодных и глубоких водах, на долю восковых эфиров приходится более 20% всех липидов, в противоположность этому в родах преимущественно поверхностных и тепловодных семейств Pontellidae и Candaciidae восковые эфиры составляют менее 10%.

Однако вместе триглицериды и восковые эфиры составляют примерно 70% общих липидов у копепод из разных районов и относящихся к различным семействам. Резервный жир представлен в основном этими двумя составляющими липидов, содержание которых несколько уменьшалось в период голодания. Фосфолипиды и стеро-

лы, составляющие примерно 25% общих липидов, наоборот, считаются преимущественно структурными компонентами. По мнению Мэзо и Мартина [880], есть основания полагать, что виды зоопланктона различаются по химическому составу, который зависит от стадии развития, сезона и местообитания. По их данным, суммарное содержание жира у Calanus с шельфа Новой Шотландии в ноябре было несколько выше (44% сухой массы), чем по данным большинства других исследователей, и равнялось содержанию белка. Однако доля фосфолипидов была заметно ниже (около 4% суммы липидов). Ли и др. [757] определили, например, что у Calanus helgolandicus фосфолипиды составляют 44% суммы липидов. В противоположность этому Мэзо и Мартин, получившие для Sagitta elegans содержание фосфолипидов, равное всего 9% суммы липидов, считают правильными данные Рива и др. [1135] для Sagitta hispida, в соответствии с которыми содержание фосфолипидов очень высоко (88% суммы липидов). Однако значительно более высокое содержание липидов у глубоководных Eukrohnia, отмеченное Фишером [410], Раймонтом и др. [1114], а в особенности Ли и др. [755], свидетельствует о четких видовых различиях у хетогнат. Eukrohnia может расходовать жир на метаболизм в большей степени, чем по крайней мере некоторые виды Sagitta, которые в качестве метаболического субстрата используют преимущественно белок. Результаты Бомстедта [62] на Eukrohnia hamata также указывают на значительную долю жира, используемую, по его мнению, на метаболизм и размножение.

В состав липидов морского зоопланктона входят разнообразные жирные кислоты — насыщенные, моно- и полиненасыщенные. Некоторые жирные кислоты сравнительно обычны у большинства видов, например насыщенная кислота $C_{16:0}$, мононенасыщенные $C_{16:1}$ и $C_{18:1}$, полиненасыщенные $C_{20:5}$ и $C_{22:6}$*. Часто в заметных количествах присутствуют насыщенные кислоты $C_{14:0}$ и $C_{18:0}$ и мононенасыщенные $C_{20:1}$ и $C_{22:1}$. Исследования Ли и др. подтвердили, что одни и те же пять жирных кислот оказались основными у всех изученных ими видов копепод. Однако, если $C_{16:0}$ играла большую роль в триглицеридной и фосфолипидной фракциях, две мононенасыщенные кислоты преобладали в триглицеридах и восковых эфирах. Полиненасыщенные кислоты, особенно $C_{22:6}$, играли важную роль в фосфолипидах.

Моррис [928, 929] распространил выводы Ли и др. [755] о зависимости между содержанием жира, долей восковых эфиров и глубиной обитания на более широкий круг планктонных ракообразных — копепод, эвфаузиид, мизид и декапод. Для умеренно тепловодных районов Северной Атлантики Моррис показал, что у ракообразных, обитающих в верхних слоях воды, примерно до глубины 600 м, содержание липидов в общем низкое (1—2% сырой массы) и они присутствуют в основном в форме триглицеридов и фосфолипидов; доля восковых эфиров не превышает 10% суммы липидов.

* Число перед двоеточием означает количество атомов углерода, после двоеточия — количество двойных связей.

У обитателей промежуточных слоев (в основном глубже 500 м) содержание липидов выше (3—12% сырой массы). Значительная доля липидов представлена восковыми эфирами (30—80%), а оставшаяся часть — преимущественно триглицеридами. Для глубоководных придонных ракообразных в целом характерно меньшее содержание липидов (1—3% сырой массы) с отчетливым уменьшением доли восковых эфиров. В качестве примера приводятся три вида Acanthephyra: у A. purpurea, обитателя верхних слоев, восковые эфиры составляют 5—10% суммы липидов; у обитающей на промежуточных глубинах A. pelagica — 44—65%; у наиболее глубоководного вида A. exima — 5—10%. Однако диапазоны вертикального распределения первых двух видов отчасти перекрываются. По данным Морриса, содержание восковых эфиров для копепод из приповерхностных вод высоких широт также было относительно высоким. Следовательно, каляноиды составляют определенное исключение среди эпипелагического зоопланктона. Выводы о зависимости распределения липидов от глубины и широты подтверждаются также результатами Ли и Хироты [754]. В тропической зоне Южной Пацифики у 32 видов копепод отмечены значительные колебания содержания общих липидов (от менее 5 до 60% сухой массы) и доли восковых эфиров (от следов до 70%). В целом, у поверхностных форм содержание липидов было низким, а основные нейтральные липиды были представлены триглицеридами; у глубоководных видов содержание жира и доля восковых эфиров были высокими. Сравнение тропических, субтропических и высокоширотных видов показало, что высокое содержание липидов и значительная доля восковых эфиров (более 20%) характерны для копепод, обитающих глубже 500 м на всех широтах, и для обитателей верхнего 500-метрового слоя севернее и южнее 50° северной и южной широт. Что касается копепод, обитающих выше 500 м, то у видов высоких и умеренных широт содержание жира и доля восковых эфиров выше, а триглицеридов ниже, чем у тепловодных форм, у субтропических видов, обитающих глубже 500 м, содержание жира выше, чем у тропических, однако доли восковых эфиров и триглицеридов у обеих групп одинаковы. Исключение составляют два рода — Calanus и Eucalanus: даже в тропиках у мелководных видов отмечено некоторое количество восковых эфиров, однако по мере продвижения от тропиков через субтропики и умеренные районы к полярным широтам доля восковых эфиров у соответствующих видов прогрессивно возрастает.

Для некоторых планктонных декапод и эвфаузиид, собранных в субтропических водах, характерно запасание жира в основном в форме триглицеридов; восковые эфиры присутствуют только в следовых количествах. Однако проанализированные виды были пойманы преимущественно выше 1000 м. Только у Gnathophausia — кальмара из сем. Cranchiidae и одного вида хетогнат отмечено значительное количество восковых эфиров. Херринг [596] установил, что у пелагических Caridea содержание липидов может быть очень высоким. Хотя у большинства видов содержание жира составляло 1—5% сырой массы, у некоторых оно могло быть значительно выше (напри-

мер, 18,4% у Systellaspis cristata, 18,5% у Hymenodora gracilis и максимум — 29,6% у Meningodora miccylus). Есть основания полагать, что с увеличением глубины обитания содержание липидов увеличивается. У Penaeidea содержание жира оказалось невысоким: у большинства видов 1,5—4,5%. Херринг подтвердил, что у эпипелагических декапод доля восковых эфиров низка или они отсутствовали, а основной фракцией были триглицериды. Зато у глубоководных видов основным компонентом были восковые эфиры, хотя есть и некоторые исключения (например, их мало у Gennadas valens).

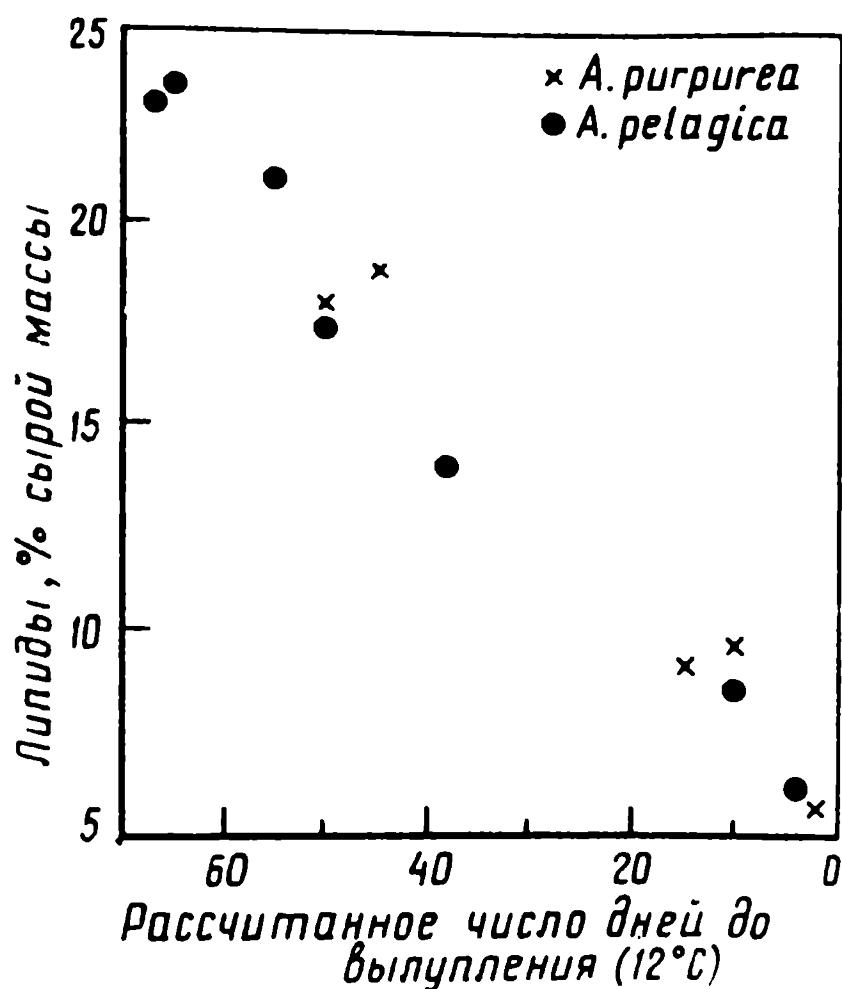
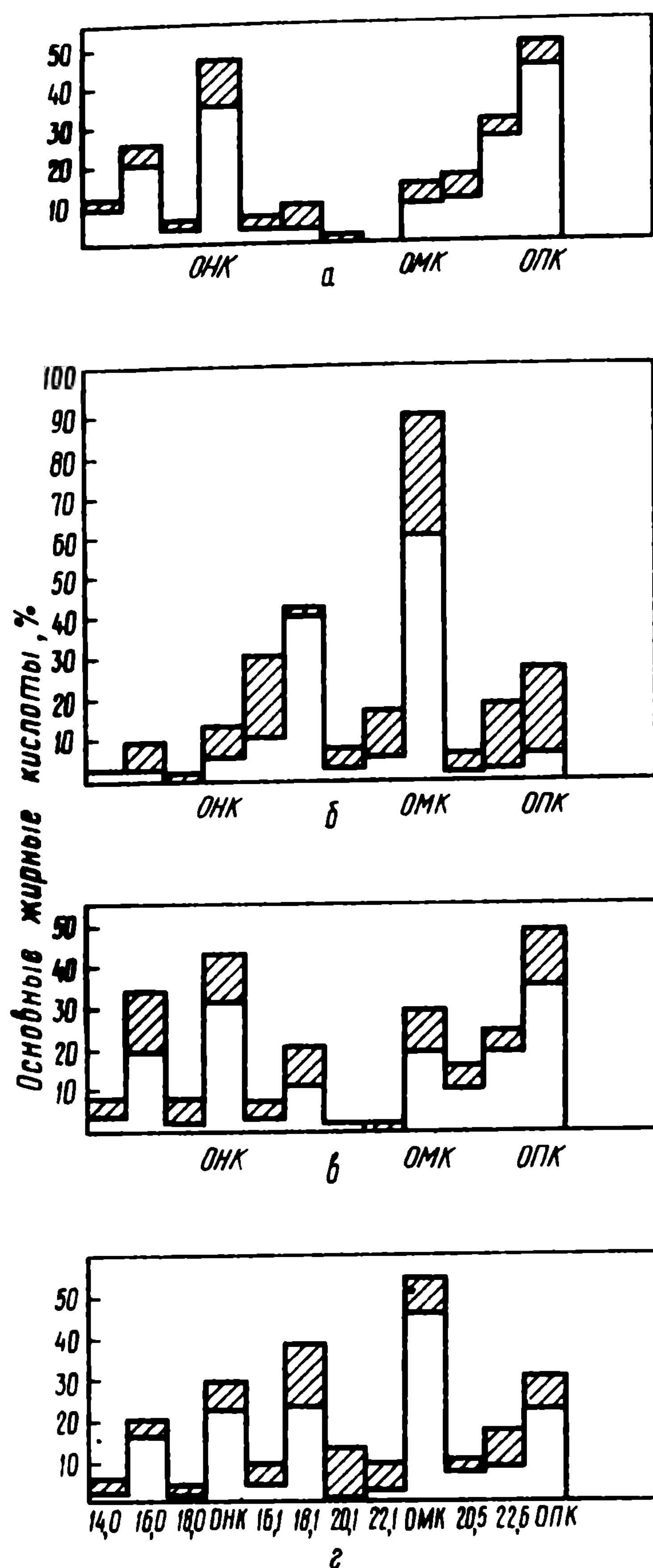


Рис. 7.29. Содержание липидов в яйцах Acanthephyra purpurea и A. pelagica [600]

У декапод довольно значительная часть общего количества липидов содержалась в гепатопанкреасе, однако состав его был различным. Так, в гепатопанкреасе Acanthephyra sexspinosa содержались восковые эфиры, однако триглицеридов было больше. У Systellaspis cristata абсолютно доминировали восковые эфиры. Яйца всех исследованных пелагических Caridea богаты жиром (6—39% сырой массы). Херринг [597] приводит некоторые дополнительные данные. Яйца Penaeidea не исследовались. У Caridea триглицериды всегда доминировали среди других компонентов липидов, даже если у взрослых особей жиры состояли в основном из восковых эфиров.

В яйцах только четырех видов, включая Systellaspis spp. и Notostomus auriculatus, содержалось значительное количество восковых эфиров. Сравнительно много, особенно в мелких яйцах, было фосфолипидов. Херринг и Моррис [600] считают, что ярко-красный цвет яиц Acanthephyra обусловлен каротиноидами, связанными с липопротеином желтка; фосфолипиды и триглицериды входили в состав липопротеина в относительно большом количестве. Остальные липиды состояли в основном из триглицеридов. Общее содержание липидов в процессе развития отчетливо снижалось — с 20 до 5% сырой массы (рис. 7.29), однако их относительный состав менялся мало. Херринг и Моррис обнаружили у эмбрионов очень мало восковых эфиров, хотя у взрослых Acanthephyra pelagica их много.

Несмотря на то что примерно пять жирных кислот обычны у большинства видов зоопланктона, существуют и таксономические различия. У Neomysis integer примерно треть общего количества жирных кислот представлена насыщенными кислотами, в основном $C_{16:0}$, примерно 40% приходится на долю полиненасыщенных кис-



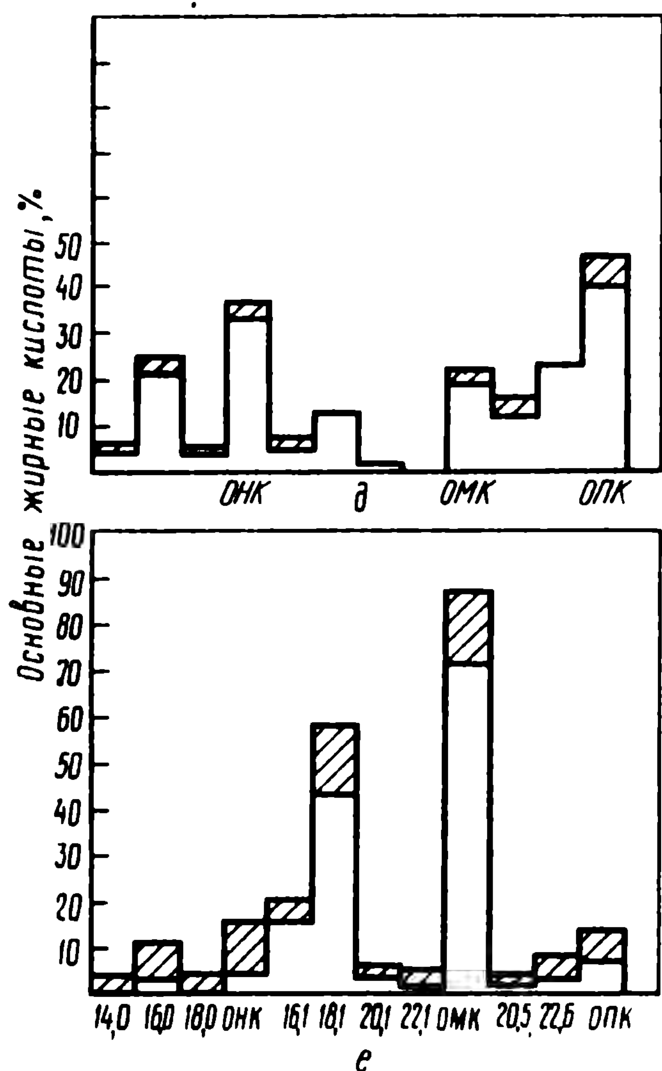


Рис. 7.30. **Изменения содержания основных жирных кислот у океанического зоопланктона. Заштрихованные участки — изменение содержания отдельной жирной кислоты (в % общего содержания аминокислот). ОНК — общие насыщенные кислоты; ОМК — общие мононенасыщенные кислоты; ОПК — общие полиненасыщенные кислоты;**

а — приповерхностные копеподы; *б* — глубоководные копеподы; *в* — восемь видов приповерхностных эвфаузиид; *г* — шесть видов приповерхностных океанических декапод; *д* — два вида приповерхностных океанических мизид; *е* — два вида глубоководных океанических мизид [929]

лот, главным образом $C_{20:5}$, мононенасыщенных кислот, преимущественно $C_{18:1}$, сравнительно мало. Моррис [929] обнаружил, что у океанических копепод верхних слоев содержание насыщенных и полиненасыщенных кислот почти одинаково, однако мононенасыщенных кислот очень мало. Примерно то же самое относится и к океаническим эвфаузиидам. Вместе с тем у пелагических декапод мононенасыщенных кислот значительно больше. Однако на характер распределения кислот может влиять глубина обитания; у глубоководных видов копепод, эвфаузиид и особенно мизид (Gnathophausia и Eucopia) содержание мононенасыщенных кислот значительно выше, чем у родственных видов из верхних слоев (см. рис. 7.30).

Предварительные анализы нескольких видов планктона, включая эвфаузиид, декапод и один вид копепод, пойманных на различных станциях на обширной акватории в северо-восточной Атлантике, свидетельствуют о сравнительно незначительной изменчивости характера распределения жирных кислот в этом районе [929]. Однако

характер распределения жирных кислот может меняться под влиянием некоторых факторов среды, включая температуру. Предполагается, что у зоопланктона, обитающего в холодных водах, общее содержание липидов [1253] и доля длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот высоки. По данным Беллони и др. [112], содержание липидов у Meganyctiphanes norvegica из Лигурийского моря составляет примерно 7% сухой массы. Основные жирные кислоты: $C_{16:0}$, $C_{18:1}$, $C_{20:5}$, $C_{22:6}$; содержание кислот $C_{16:0}$ и $C_{18:1}$ оказалось выше, чем у североатлантических экземпляров [926, 928]. Эти авторы считают, что высокая температура среды и обитание близ южной границы ареала влияет не только на содержание, но и на состав липидов. Фаркаш и Херодек [385] продемонстрировали увеличение содержания C_{20}- и C_{22}-полиненасыщенных кислот у некоторых видов копепод при пониженной температуре. Моррис [927] указывает также на некоторое увеличение содержания полиненасыщенных кислот, особенно $C_{22:6}$, у Neomysis при понижении температуры; соленость не оказывала влияния на состав жирных кислот.

Анализ состава жирных кислот у двух антарктических эвфаузиид — Euphausia superba и E. crystallorophias — показал доминирование тех же пяти кислот, что и у остального зоопланктона, однако между двумя видами имелись некоторые хорошо заметные различия [173]. Из насыщенных кислот у E. superba содержание $C_{14:0}$ было несколько выше, чем у E. crystallorophias, а содержание $C_{16:0}$ — относительно выше у последнего вида, однако главное различие заключалось в содержании мононенасыщенных кислот. Основной жирной кислотой у E. crystallorophias была $C_{18:1}$ (в среднем 44% — вдвое выше, чем у E. superba — 21%). Различия связаны в основном с высоким содержанием жирных кислот восков у E. crystallorophias, среди которых абсолютно преобладала (83%) олеиновая кислота ($C_{18:1}$). Содержание полиненасыщенных жирных кислот у обоих видов в общем сходно; $C_{20:5}$ было значительно больше (около 15—18%), чем $C_{22:6}$ (5—10%). Боттино [173] указывает, что более высокая степень ненасыщенности всего спектра жирных кислот у E. crystallorophias, возможно, связана с обитанием в высокоширотном неритическом биотопе, E. superba реже встречается подо льдом (см. гл. 2). Он также рассматривает уже обсуждавшийся выше вопрос о том, что большая степень ненасыщенности связана с низкой температурой. Характер распределения жирных кислот у эвфаузиид в целом сравним с таковым у антарктического фитопланктона, за исключением обилия восков у E. crystallorophias. Хотя Боттино отмечает, что небольшие количества полиненасыщенных кислот и восковых эфиров в фитопланктоне могли сохраняться без изменений у питавшихся им эвфаузиид, синтез, вероятно, также активен (см. ниже).

Соотношение разных компонентов липидов может меняться по мере развития организма. Ли и др. [756] изучали изменения содержания восковых эфиров на разных стадиях развития Euchaeta japonica, которых собирали в море и содержали в лаборатории. В то время как восковые эфиры отмечены на всех стадиях развития,

триглицериды идентифицированы только в яйцах, у науплиев II стадии и взрослых. По мере развития от яйца до копеподитов II стадии суммарное содержание липидов (в процентах сухой массы тела) снижалось, хотя начиная с V науплиальной стадии отмечено увеличение абсолютного содержания липидов. Однако начиная с II копеподитной стадии доля жира отчетливо возрастала, составляя на IV стадии 30%, а на VI стадии — 50% сухой массы [63]. У взрослых самок Euchaeta содержание триглицеридов было умеренным (18% суммы липидов) по сравнению с содержанием восковых эфиров (60%). У голодавших самок отмечено умеренное расходование липидов; в первую очередь используются триглицериды, однако, когда их запасы почти исчерпаны, привлекаются и медленно расходуются восковые эфиры. У зрелых самок в яйца переносится много жира, включая большое количество триглицеридов. В процессе развития они расходуются в первую очередь, так что к III науплиальной стадии их остается мало, а у науплиев VI стадии триглицериды уже полностью отсутствуют. В это время интенсивно расходуются и восковые эфиры. Большим количеством запасаемого жира может объясняться способность Euchaeta размножаться в течение всего года, хотя пик размножения приходится на весну. Важно отметить, что молодые стадии почти не питаются.

У всех стадий развития примерно 20% суммы липидов присутствует в форме стерола и фосфолипидов, а 80% — в форме восковых эфиров и триглицеридов. Однако в относительном содержании некоторых жирных кислот в составе восковых эфиров и триглицеридов есть заметные различия. Например, $C_{16:0}$ и $C_{18:1}$ — основные жирные кислоты в составе триглицеридов, хотя в умеренном количестве присутствовали также $C_{16:1}$ и полиненасыщенные $C_{20:5}$. $C_{16:0}$ в составе восковых эфиров было мало, основными их компонентами были $C_{18:1}$, $C_{16:1}$ и полиненасыщенные $C_{20:5}$ и $C_{22:6}$. Доминирующим спиртом восковых эфиров был $C_{16:0}$; отмечено также, особенно у копеподитов V стадии, значительное количество $C_{14:0}$. Фосфолипиды несколько сходны с триглицеридами в том, что $C_{16:0}$ и $C_{18:1}$ играли заметную роль, однако в их состав входит значительное количество полиненасыщенных $C_{20:5}$ и $C_{22:6}$, особенно в яйцах и у VI копеподитной стадии.

Другой пример различия липидных фракций у разных стадий развития содержится в работе Сарджента и Ли [1218], которые показали, что если у взрослых самок амфиподы Cyphocaris challengeri основная доля липидов (около 75%) представлена восковыми эфирами, то в яйцах содержались только триглицериды.

К факторам, которые могут влиять на состав липидов, в том числе на соотношение жирных кислот, следует отнести питание и голодание. Предварительные опыты Ли и др. [755] показали, что у копепод Gaussia при длительном голодании первыми расходуются триглицериды, однако впоследствии довольно интенсивно используются восковые эфиры. Моррис [928, 929] обнаружил у океанических мизид Eucopia прямую зависимость между содержанием суммы липидов и восковых эфиров, что, по его мнению, указывает на роль

восковых эфиров как пищевого резерва. Гаттен и Сарджент [464] установили, что восковые эфиры — основной компонент липидов (более 80%) Calanus finmarchicus, а триглицериды содержатся в очень незначительном количестве. У мелких каляноид Acartia восковых эфиров также много, хотя меньше, чем у Calanus. Гаттен и Сарджент наблюдали признаки усиления биосинтеза восковых эфиров у этих приповерхностных каляноид ночью. Они полагают, что это отражает запасание липидов в процессе питания. В опытах с копеподами Euchaeta, в которых использовались бесклеточные препараты ферментов, восковые эфиры могли формироваться de novo из всех трех основных биохимических компонентов — белков, липидов и углеводов. Ли и др. также показали, что Calanus могут синтезировать восковые эфиры, если они отсутствуют в пище. Следовательно, можно считать доказанным, что восковые эфиры используются для запасания пищевой энергии. Гаттен и Сарджент считают, что такая форма накопления жира используется зоопланктоном для быстрого отложения липидов в период интенсивного питания сравнительно обильной пищей; вслед за такими периодами наступает время ее относительной нехватки. Зоопланктон, мигрирующий в ночное время к поверхности, чтобы утилизировать более плотные популяции фитопланктона, специально адаптирован к запасанию жира в такой форме.

Calanus hyperboreus — хорошо известный атланто-арктический вид (см. гл. 2). Ли [752], проводивший исследования на дрейфующей станции в Северном Ледовитом океане (83—88° с. ш.), показал, что отложение жира происходит главным образом в форме восковых эфиров во время короткого летнего цветения арктического фитопланктона; в августе — сентябре содержание жира превышало 70% сухой массы, в октябре оно снижалось до 66%, а в декабре — до 51% (средняя масса жира составляла в августе 1,7, в сентябре 2,1, в декабре 0,9 мг/экз). Уменьшение содержания жира к декабрю соответствовало снижению содержания жира у Calanus, голодавших в лабораторных условиях при 3°С. Однако у лабораторных животных содержание жира уменьшалось более интенсивно: после 90 сут голодания оно составляло всего 0,3 мг/экз (22% сухой массы). В природе у Calanus hyperboreus начиная с декабря содержание жира снижалось очень медленно и к июню его оставалось 0,4 мг/экз (что эквивалентно 29% сухой массы), после чего содержание жира вновь возрастало, вероятно, из-за начала питания.

Ли обнаружил, что у Calanus содержание восковых эфиров превышает 80% суммы липидов, а количество триглицеридов колеблется от ничтожно малой величины до 7—8%. У голодавших в опыте животных через 90 сут содержание восковых эфиров снижалось до 32% суммы липидов. Специфические жирные кислоты, играющие важную роль в фитопланктоне, включались в восковые эфиры лишь летом, а в структурных фосфолипидах у Calanus отмечены только их следы. Хотя восковые эфиры явно расходуются у Calanus при недостатке корма и типичные фитопланктонные жирные кислоты исчезают, полиненасыщенные жирные кислоты, видимо, сохраняются

(см. ниже). Явное расходование жира подтверждает результаты, ранее полученные Коновером и Корнером на Calanus hyperboreus. У видов, населяющих промежуточные слои воды, восковые эфиры могут частично играть роль источников запасенной энергии, особенно у животных, обитающих в относительно бедных пищей слоях, однако восковые эфиры могут участвовать и в переносе липидов в яйца и в поддержании плавучести [755, 929].

Моррис [926] также изучал сезонные изменения содержания жира при питании Neomysis integer. Он выяснил, что содержание липидов относительно высоко весной, вероятно, из-за питания фитопланктоном, и в это время особенно обильна кислота $C_{16:1}$. В конце лета и осенью содержание липидов снижается, так же как и доля $C_{16:1}$ и в меньшей степени $C_{14:0}$. В то же время увеличивается содержание полиненасыщенных кислот, особенно $C_{22:6}$. Из этого можно сделать вывод, что полиненасыщенные кислоты могут, вероятно, синтезироваться из $C_{16:1}$ и других подобных кислот, полученных с пищей, путем удлинения цепи. Ли и др. [757] исследовали влияние рациона на липиды зоопланктона. Они сравнивали Calanus helgolandicus, взятых из моря и выращенных в лаборатории на строго определенном рационе, в который входили три вида диатомовых водорослей (Skeletonema, Lauderia и Chaetoceros) и динофлагелляты Gymnodinium. Сумма липидов у Calanus была равна 12—24% сухой массы. Основную долю липидов составляли восковые эфиры (25—41%) и фосфолипиды (28—59%); триглицериды и стеролы присутствовали в незначительном количестве. Ни в одном из видов диатомовых, использованных в качестве корма, не содержалось определимых количеств восковых эфиров. Содержание триглицеридов и стеролов было умеренным, а основная доля липидов (около 50%) представлена фосфолипидами; в заметном количестве присутствовали также свободные жирные кислоты и углеводороды. Количество потребленной копеподами пищи непосредственно связано с суммарным содержанием в них липидов; состав запасаемых восковых эфиров в значительной степени зависит от количества потребленной пищи, но не от вида потребляемых диатомей.

При голодании или значительном уменьшении рациона доля короткоцепочечных восковых эфиров с углеродным скелетом из 30 атомов (C_{30}) заметно возрастает. По-видимому, это эфиры насыщенных и мононенасыщенных кислот и спиртов с 14 и 16 атомами углерода в молекуле (C_{14}, C_{16}). Вместе с тем с увеличением количества корма доля длинноцепочечных восковых эфиров возрастает. Значительное сходство отмечено также между составом и долей жирных кислот у фитопланктона и жирными кислотами, входящими в состав восковых эфиров и триглицеридов. На этом основании Ли и др. [757] считают, что при более обильном корме жирные кислоты пищи в значительной степени включаются в жирные кислоты резервного жира (как в восковые эфиры, так и в триглицериды), что и наблюдалось у Calanus hyperboreus арктическим летом. В то время, когда количество пищи очень ограничено, копеподы расщепляют содержащиеся в корме жирные кислоты на корот-

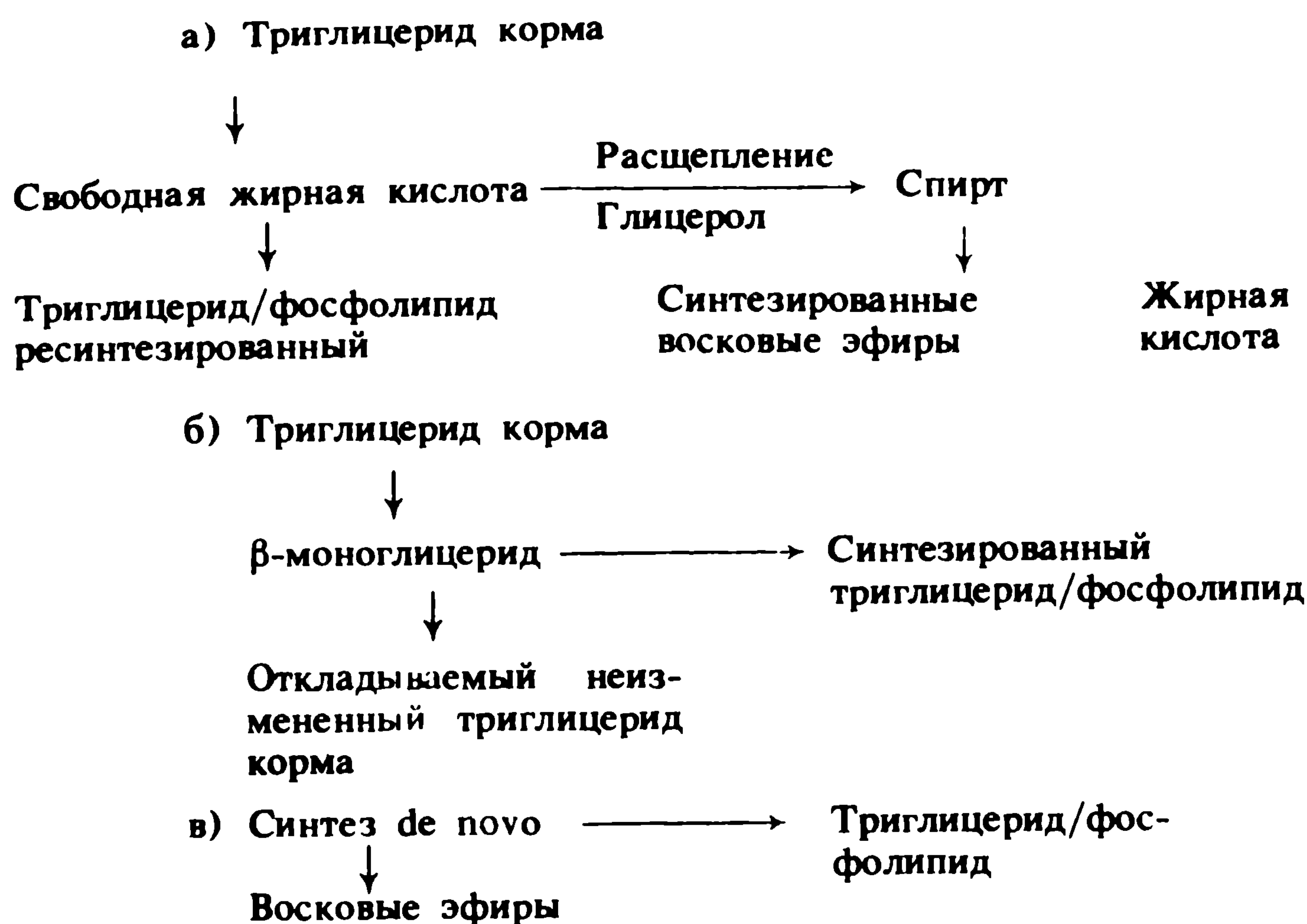
кие молекулы, даже до ацетата. Впоследствии специфические жирные кислоты формируются у копепод de novo, однако синтезируются только относительно короткоцепочечные жирные кислоты, с чем и связано увеличение доли кислот C_{14} и C_{16}.

Что касается длинноцепочечных спиртов, входящих в состав восковых эфиров, они считаются достаточно специфическими и включают главным образом молекулы $C_{11:0}$, $C_{16:1}$, $C_{20:1}$, $C_{20:4}$ и $C_{22:6}$. Предполагается, что они либо синтезируются de novo, либо представляют собой измененные биохимические компоненты пищи. Особенно активная трансформация связана с удлинением молекул и увеличением полиненасыщенности, в частности при образовании полиненасыщенных спиртов $C_{20:4}$ и $C_{22:6}$. Жирные кислоты фосфолипидов весьма консервативны: изменение количества или состава рациона на них почти не влияет. Это подчеркивает структурную стабильность фосфолипидов. В фосфолипидах содержится относительно много жирных полиненасыщенных кислот, особенно $C_{22:6}$. Эту жирную кислоту не обнаруживали или отмечали лишь в следовых количествах в трех видах диатомовых, использованных в качестве корма, хотя в них обнаружены некоторые другие полиненасыщенные жирные кислоты. По-видимому, происходит удлинение молекул с образованием, в частности, молекул $C_{22:6}$, являющихся, вероятно, производными жирных кислот $C_{18:3}$. Среди длинноцепочечных молекул спиртов восковых эфиров отмечены полиненасыщенные. Из полученных ранее результатов следовало, что спирты восковых эфиров — в основном насыщенные или мононенасыщенные с 16 или 18 атомами углерода. При обильном питании среди жирных кислот восковых эфиров преобладают $C_{20:5}$, $C_{20:4}$, $C_{16:3}$, $C_{16:1}$ и $C_{16:0}$. Кислота $C_{14:0}$, содержащаяся в пище, не используется, она либо окисляется либо включается в состав триглицеридов.

Стеролы, обнаруженные у Calanus, включали холестерол, ранее также обнаруженный у Euphausia и у некоторых неритических видов планктона. Однако холестерол не был выделен ни из одной водоросли, служившей пищей, так что Calanus, по-видимому, синтезируют его из ассимилированных липидов. Моррис [928, 929] указал некоторые возможные пути метаболизма липидов у планктонных ракообразных.

У морских планктонных животных отмечено сравнительно невысокое содержание углеводородов. Исследования Блюмера и др. [147, 148] внесли огромный вклад в наши знания о природных углеводородах. Корнер [277], рассматривая их встречаемость, подчеркивает важное значение пристана (см. т. 1, гл. 4), хотя в сравнительно большом количестве он обнаружен только у каляноидных копепод (0,86—2,9 % суммы липидов у каляноид из залива Мэн). У Calanus hyperboreus его содержание остается относительно высоким, а при длительном голодании, сопровождающемся значительной потерей липидов, оно даже несколько возрастает. Пристан и другие углеводороды зоопланктона, встречающиеся в значительно меньшем количестве, вероятно, являются производными фитольной части молекулы хлорофилла (рис. 7.31) (см. т. 1, гл. 4). Корнер указал некоторые пути метаболизма. Существует предположение, что отдельные углеводороды,

Схема расщепления триглицирида и синтеза de novo жирных кислот [929]



например НЕН (олефиновый углеводород $C_{21}H_{32}$), лучше усваиваются некоторыми видами зоопланктона (например, Rhincalanus nasutus), питающимися определенными водорослями. Предполагаемые биологические функции природных углеводородов — поддержание плавучести и влияние на соотношение полов у каляноид.

Важная характеристика углеводородов, как первым указал Блюмер, — их сравнительная стабильность при прохождении по морской трофической цепи. Корнер [277] обсудил вопрос о существовании экзогенных углеводородов и их влиянии на зоопланктон. Здесь этот вопрос не рассматривается, однако некоторые его аспекты представляют большой интерес с точки зрения метаболизма зоопланктона. Результаты некоторых работ Корнера и др. показали, что остатки углеводородов выводятся очень медленно, что, вероятно, также связано с их стабильностью. Корнер сравнивал скорости выделения у Calanus helgolandicus меченного ^{14}C нафталена, когда этот углеводород поглощался только из раствора или с пищей — клетками Biddulphia, которые включали углеводород. Выделение происходило значительно медленнее, когда углеводород потреблялся с пищей (рис. 7.32).

Лабораторные исследования, в том числе по содержанию планктонных животных на меченых жирных кислотах и других липидах, могут способствовать изучению путей метаболизма. В экспериментах с Neomysis integer животных содержали на жирных кислотах, меченных ^{14}C, с использованием в качестве носителя чистого крахмала; затем их умерщвляли и исследовали состав жирных кислот. Neomysis, потреблявшие меченые жирные кислоты $C_{16:0}$ и $C_{18:1}$, преобразовывали их в ряд жирных кислот, в том числе в полиненасыщенные с 20 и 22 атомами. Расщеплению подвергалось только относительно небольшое количество жирных кислот. Преобразования заключались в укорочении цепи, увеличении числа двойных связей и последующем уд-

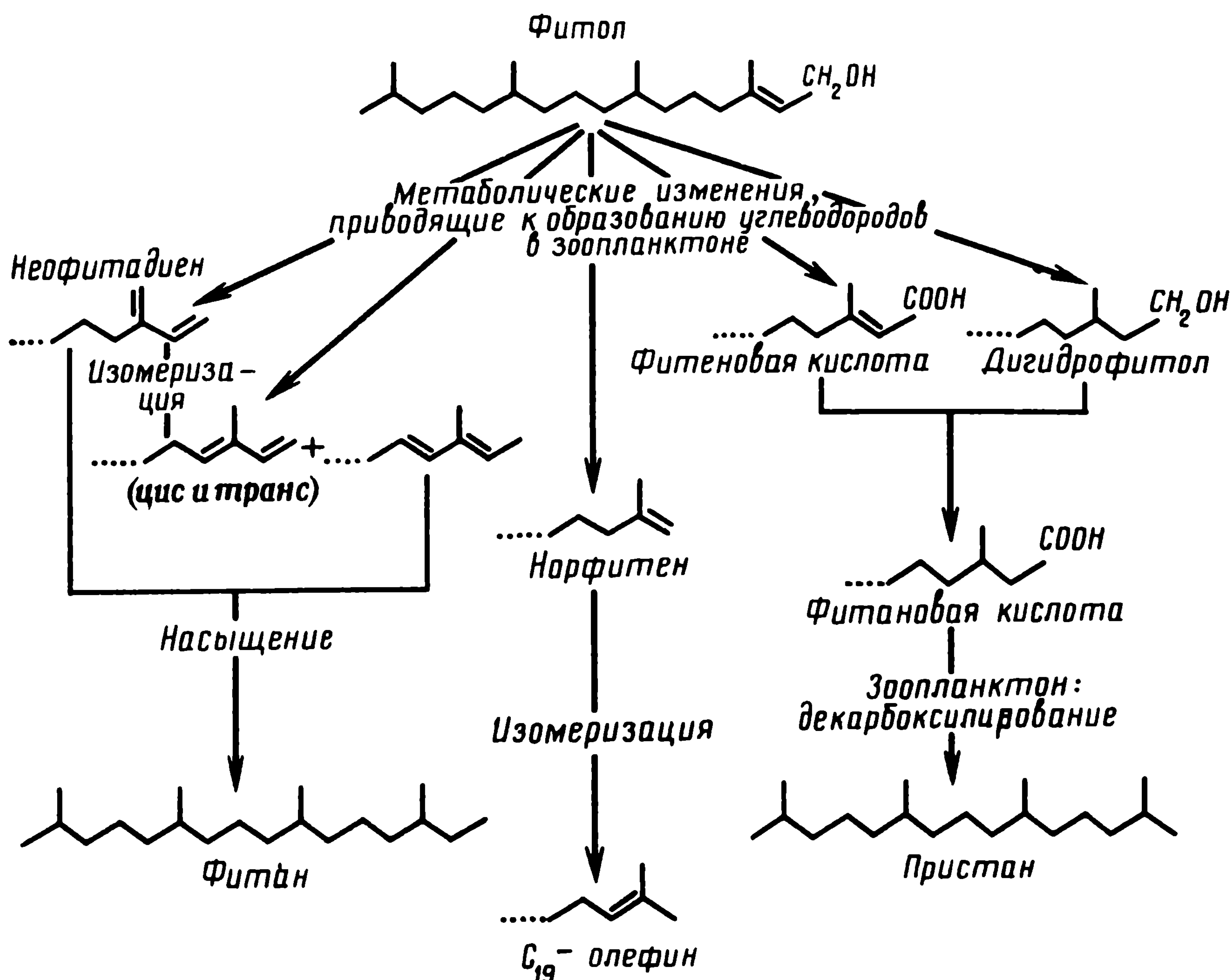


Рис. 7.31. Связи между углеводородами — производными фитола [277]

линении цепи [931]. Следовательно, кислоты серии C_{20} и C_{22} могут быть синтезированы этими ракообразными и при отсутствии в корме линолевой и линоленовой кислот ($C_{18:3}$), которые необходимы для синтеза млекопитающим. Линолевая кислота ($C_{18:2}$), в частности, необходима млекопитающим для образования арахидоновой кислоты ($C_{20:4}$).

У Neomysis меченые жирные кислоты, синтезированные из кислот пищи, встречаются в составе и триглицеридов, и фосфолипидов — в последней фракции меньше, хотя их доля возрастает с увеличением продолжительности кормления. Фосфолипиды более консервативный компонент, что подтверждает полученные ранее результаты. Эксперименты Морриса и Сарджента [932] также показали, что у океанических мизид Gnathophausia, эвфаузиид Nematobrachion и декапод Acanthephyra, которым вводили или давали в составе пищи меченую жирную кислоту $C_{16:0}$, происходило удлинение молекул и глубокие преобразования, в результате которых в триглецеридной и фосфолипидной фракциях обнаруживались, как и у Neomysis, меченные ^{14}C жирные кислоты $C_{16:1}$, $C_{18:0}$, $C_{18:1}$, $C_{20:5}$ и $C_{22:6}$. Однако у Gnathophausia содержание восковых эфиров также относительно высоко. В восковые эфиры синтезированные меченые кислоты входили в форме спиртового остатка C_{16} и жирной кислоты $C_{18:1}$. Другие исследования морских копепод также показали, что меченые жирные кислоты (например, ^{14}C-пальмитиновая кислота, $C_{16:0}$) могут включаться в триглицериды

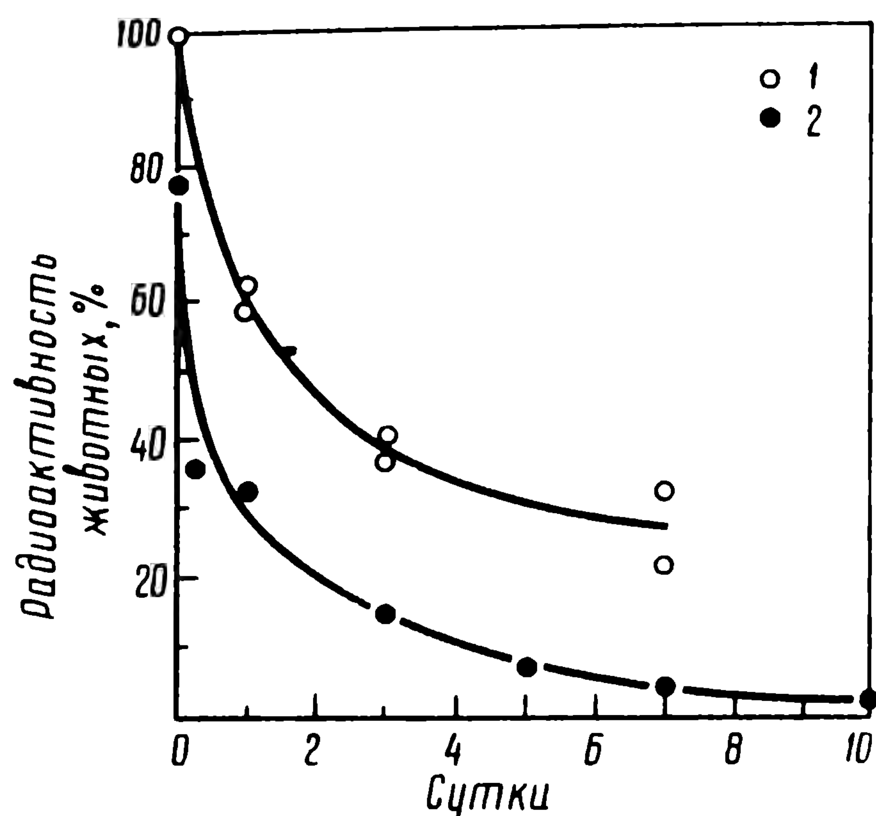


Рис. 7.32. Выведение радиоактивной метки у взрослой самки Calanus helgolandicus, аккумулировавшей ее из ^{14}C — 1-нафталена, растворенного в морской воде (*1*) или полученного при питании клетками Biddulphia (*2*). Радиоактивность выражена в процентах начальной радиоактивности животных [277]

и восковые эфиры; этот процесс ускоряется при добавлении АТФ и кофермента [464]. В дальнейшем [1220] при использовании экстракта из Euchaeta обнаружено, что добавление спирта $C_{18:1}$ стимулирует образование восковых эфиров; из вновь синтезированных липидов в восковые эфиры включалось, как правило, больше ^{14}C, чем в триглицериды.

Общепризнано, что липиды могут быть синтезированы из других компонентов пищи. Гаттен и Сарджент [464] показали возможность такого синтеза на неклеточных экстрактах Euchaeta (см. выше).

Моррис и др. [931] установили, что Neomysis при содержании на чистом крахмале, меченном ^{14}C, синтезируют содержащие меченый углерод липиды. Были идентифицированы серии меченых жирных кислот и, хотя это были, как правило, триглицериды, встречались и другие липидные фракции жира, в том числе фосфолипиды. В очень ограниченном количестве образовывался, вероятно, в результате трансаминирования и меченый белок. Дальнейшие эксперименты [930] по питанию Neomysis чистым меченым крахмалом показали, что, хотя углеводы преобразовывались в липиды, они не могли поддерживать нормальное содержание жира в организме. Содержание триглицеридов снижалось значительно заметнее, чем фосфолипидов или стеролов. В насыщенные и мононенасыщенные кислоты триглицеридной фракции преобразовывалась заметно большая доля меченого крахмала, однако при длительном кормлении крахмалом, меченным ^{14}C, возрастала доля радиоактивных полиненасыщенных жирных кислот фосфолипидной фракции. Следовательно, при неадекватном рационе фосфолипиды и полиненасыщенные жирные кислоты сохраняются максимально долго.

Моррис и др. [930] также сравнивали результаты содержания Neomysis в лаборатории на чистом нерадиоактивном крахмале и каолине. Neomysis достаточно эффективно отфильтровывали каолин и продуцировали фекальные комочки, однако, несмотря на то что активность питания поддерживалась, животные фактически голодали, поскольку каолин — инертное вещество. Когда Neomysis питалась чистым крахмалом, содержание суммы липидов уменьшалось; очень резко снижалось также содержание белка. При таком неадекватном рационе фракция фосфолипидов в значительной степени сохранялась, в

то время как триглицериды очень интенсивно использовались для метаболизма. Особенно ярко это проявлялось у голодавших (т. е. питавшихся каолином) животных. В целом при питании крахмалом качественный состав жирных кислот оставался почти неизменным. Таким образом, хотя чистый крахмал — неадекватная пища для Neomysis, при потреблении углевода жировые запасы в значительной степени сохраняются.

Эти эксперименты не вносят ясность в вопрос о синтезе восковых эфиров, поскольку у Neomysis их нет. В задачу исследований Сарджента и Ли [1218] входило изучение синтеза восковых эфиров. Полученные ими результаты свидетельствуют, что разные виды зоопланктона способны синтезировать восковые эфиры de novo и лишь незначительная часть этих соединений передается по пищевой цепи. Содержание восковых эфиров у четырех видов зоопланктона довольно резко различалось. У амфиподы Cyphocaris challengeri содержание суммы липидов (около 50 % сухой массы) и восковых эфиров (75 % суммы липидов) было самым высоким; у Calanus pacificus липиды составляли 26 %, а триглицеридов (55 %) было больше, чем восковых эфиров (20 %); у Thysanoessa raschii и Sagitta elegans липиды составляли 22—23 % сухой массы, фосфолипиды — примерно 70 % липидов [880], однако среди обнаруженных нейтральных липидов доля восковых эфиров была у Sagitta значительно выше, чем у Thysanoessa.

Хотя в триглицеридной и фосфолипидной фракциях всех четырех видов важная роль принадлежала жирным кислотам $C_{14:0}$, $C_{16:0}$, $C_{18:1}$ и полиненасыщенным $C_{20:5}$ и $C_{22:6}$, состав жирных кислот восковых эфиров у этих видов различен: у Cyphocaris преобладали $C_{16:0}$ и $C_{18:1}$, а у Calanus — $C_{20:1}$ и $C_{22:1}$. Спирты у обоих видов были представлены в основном $C_{20:1}$ и $C_{22:1}$.

Сарджент и Ли отмечали, что липиды у всех видов зоопланктона включали меченые глюкозу и пальмитиновую кислоту ($C_{16:0}$), содержавшиеся в фильтрованной морской воде. Из глюкозы синтезировались в основном фосфолипиды, однако нейтральные липиды, триглицериды и восковые эфиры образовывались из пальмитиновой кислоты. Хотя считается, что круговорот фосфолипидов происходит быстрее, чем нейтральных липидов, их содержание поддерживается благодаря синтезу, в то время как нейтральные липиды — более устойчивая преимущественно запасаемая фракция. У Calanus и Sagitta в жирных кислотах и жирных спиртах обнаружены метки, происходящие из $^{14}C_{16:0}$, и, поскольку пальмитиновая кислота может быть синтезирована de novo, оба эти планктонных вида также должны быть способны синтезировать восковые эфиры de novo. Однако у других видов жирные спирты синтезировались с трудом. Только у видов с высоким содержанием восковых эфиров наблюдается трансформация в жирные спирты, хотя у всех исследованных видов меченные ^{14}C жирные спирты легко включаются в восковые эфиры. Возможно, что значительные количества восковых эфиров в морской трофической цепи образуются de novo главным образом в результате синтеза определенными видами зоопланктона необходимых жирных спиртов из жирных кислот, белков или углеводов пищи.

Белки и аминокислоты

В планктонных животных содержится относительно много белков, кроме того, в их телах обычно присутствует некоторое количество небелкового азота, в основном в виде свободных аминокислот [234, 291, 880, 1286]. Хотя содержание липидов, которые могут быть использованы в качестве метаболического субстрата, у большинства видов относительно высоко, время от времени даже планктонные виды с низким уровнем обмена могут использовать белок [628], а виды с высоким уровнем обмена расходуют его интенсивно. Выше отмечалось низкое содержание белка у глубоководного морского планктона [234].

Манвелл и др. [826], изучавшие белки у планктонных животных, показали, что для выявления различий между видами, даже такими мелкими, как планктонные копеподы, можно применять электрофорез в крахмальном геле. В опытах использовались три вида Calanus; анализировались в основном эстеразы и дегидрогеназы. Calanus finmarchicus и Calanus helgolandicus сходны всего по 15 и различаются по 24—28 ферментным зонам, что еще раз подтверждает их видовую самостоятельность. В табл. 7.22 представлены результаты сравнения электрофоретической подвижности ферментов у этих двух видов. Несмотря на то что точная идентификация белка в теле планктонных животных затруднительна, этот метод исследования близкородственных зоопланктонных видов весьма ценен. В другом предварительном исследовании Блеки-Маршалл и Уэйд (неопубликованные данные)

*Таблица 7.22. Сравнение электрофоретических подвижностей некоторых ферментов C. helgolandicus и C. finmarchicus** [826]

Фермент	Общие зоны	Различающиеся зоны
Эстеразы		
Участок I (включает зону ингибирования эзерином)	1	6
Участок II (включает две зоны ингибирования эзерином)	1	2
Медленные эстеразы	2	0
ингибируемые ЭДТА	0	1
ингибируемые свободными жирными кислотами	0	1
нечувствительные к Е-600	1	0
β-галактозидаза	1	0
Кислые фосфатазы	0	3
«Пептидаза»	2	3—4
Малатдегидрогеназы		
НАД-зависимые	2	1
НАДФ-зависимые	0	3—4
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	1	0
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	1	0
Триозофосфатдегидрогеназа	3	2—3
Альдолаза	0	1—2
Амилаза	0	1
Всего	15	24—28

* В таблицу включены не все изоферментные различия, поскольку реальное число разных типов полипептидных молекул обычно меньше числа зон.

использовали электрофорез для установления возможных различий между скоплениями Euphausia superba в Антарктике. Хотя на борту судна удалось выполнить лишь ограниченное число опытов, зимограммы общего белка свидетельствуют о значительных различиях паттернов, что указывает на генетическую изменчивость стад. Однако, поскольку некоторых эвфаузий выдерживали на борту до начала экспериментов без пищи, некоторая изменчивость могла быть связана с частичным голоданием. Интересные результаты были получены при анализе эстераз и лактатдегидрогеназы Euphausia. Различие, особенно по эстеразам, между молодыми и старыми особями Euphausia superba могло быть связано с распределением возрастных групп или указывать на генетическую изменчивость скоплений криля. Лин и Зубкофф [772] выявили методами электрофореза различные паттерны изозимов малатдегидрогеназы у трех сцифомедуз (Aurelia aurita, Chrysaora quinquecirrha и Cyanea capillata). Число и подвижность зон тетразолийоксидазы также различались. Хотя в этом исследовании использованы сцифистомы, сходные определения некоторых ферментов могут с успехом применяться для разделения рас планктонных медуз или других таксонов.

Манвелл и др. [826] идентифицировали амилазу. Буше и Самен [174, 1209] с помощью биохимических методов исследовали амилазы и протеазы и определяли содержание белков у морского зоопланктона (см. выше). В дальнейшем возможно более полное определение ферментов зоопланктона.

Барнс и Блаксток [80] изучали сезонные изменения содержания кислых и щелочных фосфатаз у донных животных (взрослые усоногие раки). Содержание щелочной фосфатазы было максимальным в период весеннего цветения фитопланктона; колебания содержания кислых фосфатаз, возможно, обусловлены метаболическими изменениями во время линочного цикла. Полученные результаты открывают широкое поле деятельности в изучении зоопланктона. Более того, Барнс и Блаксток [81] подчеркивают важность исследований сезонных изменений концентраций ферментов у морских ракообразных, поскольку в настоящее время принято считать, что содержание углеводов у них в общем низкое и в основном происходит липидный и белковый метаболизм.

О составе белка и возможном характере метаболизма у морского зоопланктона можно судить также по спектру аминокислот в суммарных гидролизатах белка планктонных видов. Кауи и Корнер [291, 292] исследовали состав белковых и свободных аминокислот Calanus finmarchicus. В целом, аминокислоты из гидролизатов сходны по составу с аминокислотами фитопланктона и другого взвешенного в морской воде вещества, однако имелись и некоторые отличия, например в содержании тирозина. В дальнейшем Кауи и Корнер [293] сравнили состав аминокислот Calanus, его пищи и выделяемых при питании фекалий, однако получили мало доказательств селективности отбора отдельных аминокислот.

У Calanus из небелкового азота (около 10% всего азота) очень большая доля (примерно 90 %) приходилась на свободные аминокис-

лоты; содержалось также небольшое количество бетаина, триметиламиноксида и других веществ. У зоопланктона органический азот представлен в основном аминокислотами [279]. В смешанном зоопланктоне с преобладанием мелких копепод на долю аминокислот приходится 70—80 % суммарного азота; у Calanus finmarchicus — 90 % (76 % в виде белка, 14 % в виде свободных аминокислот), а у Calanus helgolandicus — 80 %. Джеффрис [643] также исследовал свободные аминокислоты у зоопланктона (главным образом видов Acartia), не разделяя его по видам.

Некоторые исследователи [202, 907, 1264, 1286] изучали аминокислотный состав белков тела Euphausia superba. Сринивасагам и др. [1286], в частности, сравнивали по составу аминокислот белков E. superba, эвфазииду Meganyctiphanes norvegica и мизиду Neomysis integer. В белковых гидролизатах этих трех ракообразных преобладали пять аминокислот; по содержанию превалировала глутаминовая кислота, за ней в порядке уменьшения следовали аспарагиновая кислота, лизин, лейцин и аргинин, причем этот порядок сохранялся для всех трех видов (табл. 7.23). В сумме эти пять основных аминокислот у трех видов составляли 51—54 %. Пропорциональное содержание даже тех аминокислот, которые содержались в меньших концентрациях, было в общем сходным. Так, в следующую по значимости группу входили аланин, валин, изолейцин и фенилаланин. Метионин и цистин всегда содержались в небольших количествах, которые с помощью использованного аналитического метода (гидролиз в кислоте с последующей ионообменной хроматографией) оценить не удалось. Триптофан при этой методике разрушался. Однако результаты исследований Сринивасагама и др. [1286] показали, что суммарный состав белков тела у этих трех видов зоопланктона сходен, несмотря на резкие различия биотопов. Немногочисленные анализы на Neomysis, выполненные несколько модифицированным методом предварительной экстракции, дали в общем сравнимые результаты, хотя содержание глицина оказалось выше, а аргинина ниже [40].

В противоположность этому анализ свободных аминокислот, экстрагированных горячей дистиллированной водой из обезжиренной ткани, выявил значительные видовые различия у этих трех видов зоопланктона: у Euphausia superba свободные аминокислоты составляли примерно 20 % суммы аминокислот; у Calanus три фракции составляли примерно 16 % [291]. У Neomysis и Meganyctiphanes свободные аминокислоты составляли соответственно примерно 8 и 15 %, однако определения для Neomysis по Кьельдалю свидетельствуют, что эти величины необходимо увеличить примерно вдвое. Такие различия отчасти обусловлены неодинаковыми методами экстракции.

У Neomysis доминировали три свободные аминокислоты — глицин, таурин и аргинин, вместе составлявшие более 70 % суммы свободных аминокислот. Далее следовали аланин, глутаминовая кислота, пролин и аспарагиновая кислота. Важное значение трех первых аминокислот у Neomysis подтверждают результаты значительно более подробного исследования, проведенного Армитидж [40]. Во второй группе несколько преобладает пролин. Экстрагирование этанолом не вносило

Таблица 7.23. Состав аминокислот Meganyctiphanes norvegica, Neomysis integer и Euphausia superba (в %) [1286]

Аминокислота	Аминокислота в гидролизате белка*			Свободная аминокислота*		
	Meganyctiphanes norvegica	Neomysis integer	Euphausia superba	Meganyctiphanes norvegica	Neomysis integer	Euphausia superba
Цистеиновая	—	—	—	3,7	0,8	1,8
Таурин	—	—	—	10,6	23,1	15,9
Аспарагиновая	11,5	10,9	10,7	7,7	1,9	0,9
Треонин	4,5	4,3	4,2	5,7	1,3	3,8
Серин	4,1	3,9	3,8	4,5	1,4	2,1
Глутаминовая	18,0	17,9	15,2	0,8	5,5	1,0
Пролин	3,1	2,8	3,3	4,5	4,2	8,3
Глицин	4,1	3,9	4,6	8,9	30,9	14,0
Аланин	5,5	5,3	5,6	3,7	3,8	10,2
Валин	5,2	5,4	5,2	1,6	1,0	4,1
Цистин	1,1	0,7	1,2	0,4	0,6	—
Метионин	2,4	1,6	2,8	0,8	0,2	0,5
Изолейцин	4,8	5,3	5,0	1,2	0,6	3,1
Лейцин	7,5	7,7	7,7	1,6	0,7	2,6
Тирозин	4,3	3,9	4,3	3,3	0,6	3,1
Фенилаланин	4,7	5,0	5,0	1,2	0,4	0,9
Орнитин	0,1	0,3	0,4	7,3	0,1	7,5
Лизин	9,6	10,2	10,0	11,0	1,5	8,4
Гистидин	3,0	3,3	3,5	3,3	1,5	1,9
Триптофан	—	—	—	—	0,7	2,0
Аргинин	6,8	7,5	7,5	18,3	19,1	8,1

* В % общего количества аминокислот в каждой подгруппе.

значительных изменений в полученные результаты. У Euphausia superba достаточно большое значение имели таурин и глицин, вместе составлявшие 30 % суммы (см. табл. 7.23). У Meganyctiphanes norvegica доминировал аргинин, затем (в порядке убывания) лизин, таурин и глицин (см. табл. 7.23).

Эти видовые различия в содержании свободных аминокислот могут быть до некоторой степени связаны с резко различающимися биотопами. Эстуарная Neomysis обладает значительной способностью к осморегуляции [1091], а глицин и таурин играют особенно важную роль в осморегуляции (однако см. [40]). Euphausia superba и Meganyctiphanes norvegica — океанические виды, обитающие соответственно в высоких южных и северных широтах.

Эстуарная мизида Mesopodopsis slabberi по составу аминокислот в белковом гидролизате весьма сходна с Neomysis [1111]. Указанный состав белковых аминокислот характерен в общем и для неритической хетогнаты Sagitta setosa, но доля аланина среди основных аминокислот выше, чем лейцина. Среди второстепенных аминокислот доля глицина и гистилина несколько выше, чем у мизид (табл. 7.24).

Хотя у гребневика Pleurobrachia pileus содержание белка относительно низкое, по составу аминокислот в белковом гидролизате он

Таблица 7.24. Состав аминокислот в белковом гидролизате у четырех прибрежных видов (в %) [1111]

Аминокислота	Neomysis integer		Mesopodopsis slabberi	Sagitta setosa	Pleurobrachia pileus
	несущие яйца самки	менее зрелые			
Аспарагиновая	11,2	10,6	11,0	8,8	11,7
Треонин	4,1	3,9	4,4	3,5	5,3
Серин	3,8	3,5	4,6	4,5	5,6
Глутаминовая	17,2	19,1	14,8	12,0	12,2
Пролин	3,0	2,4	3,2	3,6	5,0
Глицин	3,6	4,1	4,0	6,8	7,6
Аланин	5,2	5,4	5,8	8,4	5,8
Валин	5,2	5,4	5,6	5,9	5,6
Цистин	1,1	0,7	1,4	1,8	0,5
Метионин	2,3	1,7	2,4	2,7	0,5
Изолейцин	5,3	5,3	5,3	5,4	4,8
Лейцин	7,7	8,4	7,8	6,0	7,4
Тирозин	4,0	3,9	4,3	3,2	2,8
Фенилаланин	5,1	5,0	4,6	4,7	4,3
Лизин	10,2	10,2	10,4	9,4	8,6
Гистидин	3,5	2,4	3,6	5,0	3,3
Аргинин	7,3	7,8	6,7	8,4	7,1
Таурин	—	—	—	—	—
Орнитин	0,2	0,2	0,2	0,3	—

очень близок к двум другим неритическим видам зоопланктона. Например, больше всего содержится глутамата, аспартата лишь немногим меньше, а лейцин, лизин и аргинин присутствуют в значительном количестве (см. табл. 7.25). У обеих мизид среди свободных аминокислот преобладали глицин, таурин и аргинин. У Sagitta setosa состав аминокислот значительно отличается: преобладает глутамат и, хотя содержание глицина достаточно высоко, остальные кислоты содержатся в равных количествах; таурин не идентифицирован (табл. 7.25). Коркетт и Макларен [275] указывают, что состав свободных аминокислот у Pseudocalanus обычен, однако на долю глицина приходится примерно 1/3, пролина — 1/5 суммы. В достаточно большом количестве представлены таурин, аланин и аргинин.

Сравнительная малочисленность данных о составе аминокислот у океанического зоопланктона стимулировала проведение других анализов кислотных гидролизатов обезжиренного вещества, главным образом белков, у некоторых океанических видов — копеподы Labidocera acutifrons, эвфаузииды Nematobrachion sexspinosum, декапод Acanthephyra purpurea и A. pelagica, мизиды Gnathophausia sp. и оболочника Pyrosoma sp. [1113]. Полученные результаты подтвердили сделанный ранее вывод о том, что у разных неритических и океанических видов планктонных животных состав аминокислот в суммарном белке тела весьма сходен. Так, за исключением Labidocera, те же пять аминокислот, которые были впервые обнаружены у Neomysis, Meganyctiphanes и

Таблица 7.25. Содержание основных свободных аминокислот у трех планктонных видов (в % суммы аминокислот) [1111]

Аминокислота	Neomysis integer		Mesopodopsis slabberi	Sagitta setosa	Аминокислота	Neomysis integer		Mesopodopsis slabberi	Sagitta setosa
	несущие яйца самки	менее зрелые				несущие яйца самки	менее зрелые		
Аспарагиновая	3,1	2,9	4,7	12,0	Аланин	4,8	5,2	2,9	6,7
Глутаминовая	6,0	5,6	7,9	17,8	Лизин	1,3	2,2	9,0	11,0
Пролин	5,9	2,4	—	8,9	Аргинин	17,6	12,0	25,5	10,0
Глицин	27,4	29,6	22,5	10,0	Таурин	26,4	26,6	14,7	—

Euphausia, доминируют и у перечисленных видов; причем во всех случаях превалирует глутамат. Изменения в порядке уменьшения содержания аминокислот были сравнительно незначительными. У Labidocera лейцина в суммарном белке было меньше, чем глицина и аланина. Состав белков у двух видов Acanthephyra, обитающих на разных глубинах, был, по существу, сходен. Следовательно, относительное содержание аминокислот в белках тела почти не зависит от различий в стадии зрелости, пола, глубины обитания и географического распространения. Вместе с тем весьма ограниченные данные указывают, что соотношение свободных аминокислот, особенно у океанического зоопланктона, может весьма резко колебаться у разных видов.

После сообщения Джеффриса [642] о некоторых сезонных изменениях состава свободных аминокислот у природного зоопланктона, состоявшего из смеси разных видов Acartia, Армитидж [40] исследовала самок, несущих яйца, взрослых и молодых особей Neomysis integer и обнаружила некоторые различия в составе свободных аминокислот, особенно у самок, несущих яйца. На этом основании 12-месячные исследования изменений состава свободных аминокислот проводились только со смесью взрослых особей (без яиц). Были выявлены некоторые сезонные различия, например увеличение общего содержания в феврале по сравнению с августом. В конце зимы — начале весны содержание отдельных кислот (например, глицина и лизина) также было выше, чем в конце весны и летом. На характер распределения свободных аминокислот, помимо изменения солености, могут влиять сезонные изменения температуры среды и рациона. Однако Кауи и Корнер [292] показали, что у Calanus helgolandicus суммарный состав аминокислот оставался исключительно постоянен в течение всего года.

Армитидж [40] исследовала влияние изменений солености на состав аминокислот у взрослых Neomysis integer. При непрерывном трехчасовом изменении солености в эксперименте примерно от 27 до 2 ‰ (таким образом моделировалась часть приливно-отливного цикла в водах у Саутгемптона) не обнаружено значимых различий общего содержания свободных аминокислот или содержания какой-либо из них в зависимости от смоделированной фазы прилива и отлива. Это

справедливо для тех свободных аминокислот, которые обычно считаются важными для осморегуляции. Полученные результаты противоречат данным, полученным ранее [45, 1091], но Ралф и Остин имели дело со стабильными состояниями после внезапного переноса животных в новую и значительно отличающуюся по солености среду. Однако Армитидж обнаружила, что при относительно постоянной солености в периоды полной и малой воды, особенно заметных у Саутгемптона, где наблюдается «двойное стояние» прилива, содержание свободных аминокислот у Neomysis меняется. Например, при длительной экспозиции мизиды во время смоделированного прилива при солености около $27^0/_{00}$ («полная вода»), концентрация глицина, аланина, пролина, глутамата и валина возрастала, а суммарное содержание свободных аминокислот увеличивалось. Длительная экспозиция при солености около $2^0/_{00}$ в условиях смоделированного отлива приводила к снижению содержания этих аминокислот у Neomysis примерно до исходного (рис. 7.33). Фармер и Рив [386] установили, что пул свободных аминокислот у Acartia tonsa уменьшался пропорционально понижению солености в опыте; при этом также увеличивались скорость экскреции аммиака и потребление кислорода. При повышении солености соответствующие реакции не обнаружены, но эти изменения происходили быстро, а не так, как в опытах Армитидж. Содержание таурина было относительно высоким и не менялось, хотя ему приписывают осморегуляторную роль у донного моллюска Муа [16].

Несмотря на то что состав аминокислот белков у морского планкто-

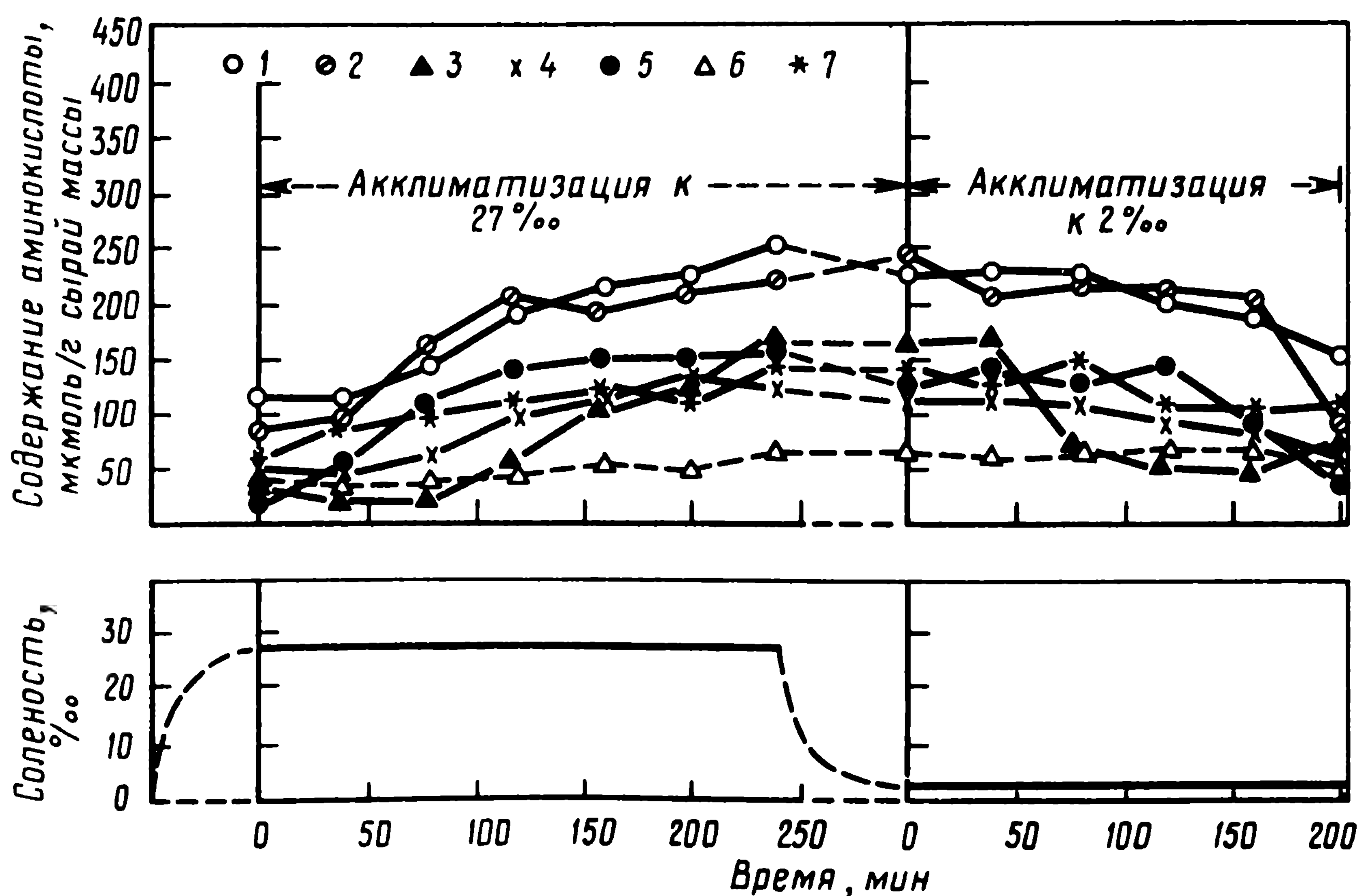


Рис. 7.33. Изменения со временем общего содержания свободных аминокислот у Neomysis integer в воде соленостью 27 и 2‰ [40]:

1 — общее содержание свободных аминокислот; *2* — глутамат; *3* — валин; *4* — глицин; *5* — аланин; *6* — таурин; *7* — пролин

на относительно постоянен, непрерывное разложение и синтез белков как динамического компонента, сопровождаемые селективным поглощением, ассимиляцией, взаимопревращением и разложением отдельных аминокислот, могут привести к изменениям их относительного содержания. Кроме того, поскольку у некоторых видов зоопланктона, например Neomysis, доля белка очень высока и он представляет собой важный субстрат окислительного метаболизма [1110], исследования питания и голодания могли бы выявить некоторые аспекты метаболизма.

В результате содержания на чистом углеводе (крахмале), а в некоторых опытах каолине, что равнозначно голоданию (см. выше), в течение разного времени (до 12 сут) суммарное содержание белка, как и ожидалось, уменьшалось по сравнению с контролем. Потери белка зависели от продолжительности эксперимента и варьировали для разных популяций мизид, но могли превышать 60 % суммарного содержания белка. Голодавшие животные теряли больше белка [41]. Потребление чистого углевода позволяет Neomysis удовлетворить некоторую часть своих энергетических потребностей, однако белок необходим как источник аминокислот и для осуществления некоторых специфических метаболических процессов. По аминокислотному составу белковых гидролизатов животные, содержавшиеся на крахмале, и контрольные различались незначительно. Это и не удивительно, поскольку сравнение проводится по всем аминокислотам, разнообразие которых велико, так как они образуются при гидролизе всех белков тела. Тем не менее статистический анализ показывает, что различия все-таки существуют. У мизид, потреблявших крахмал, наиболее заметно уменьшалось содержание аспарагиновой кислоты, серина и гистидина; концентрация аланина и валина почти не изменялась (рис. 7.34).

В то время как у мизид, содержавшихся на углеводах, суммарное содержание белков заметно уменьшалось, общая концентрация свободных аминокислот снижалась лишь незначительно. Содержание основных свободных аминокислот (таурин, глицин, аспартат и аргинин) почти не менялось, зато



Рис. 7.34. Средние ранговые значения изменений состава белковых и свободных аминокислот у Neomysis integer, потреблявшего чистые углеводы [40]

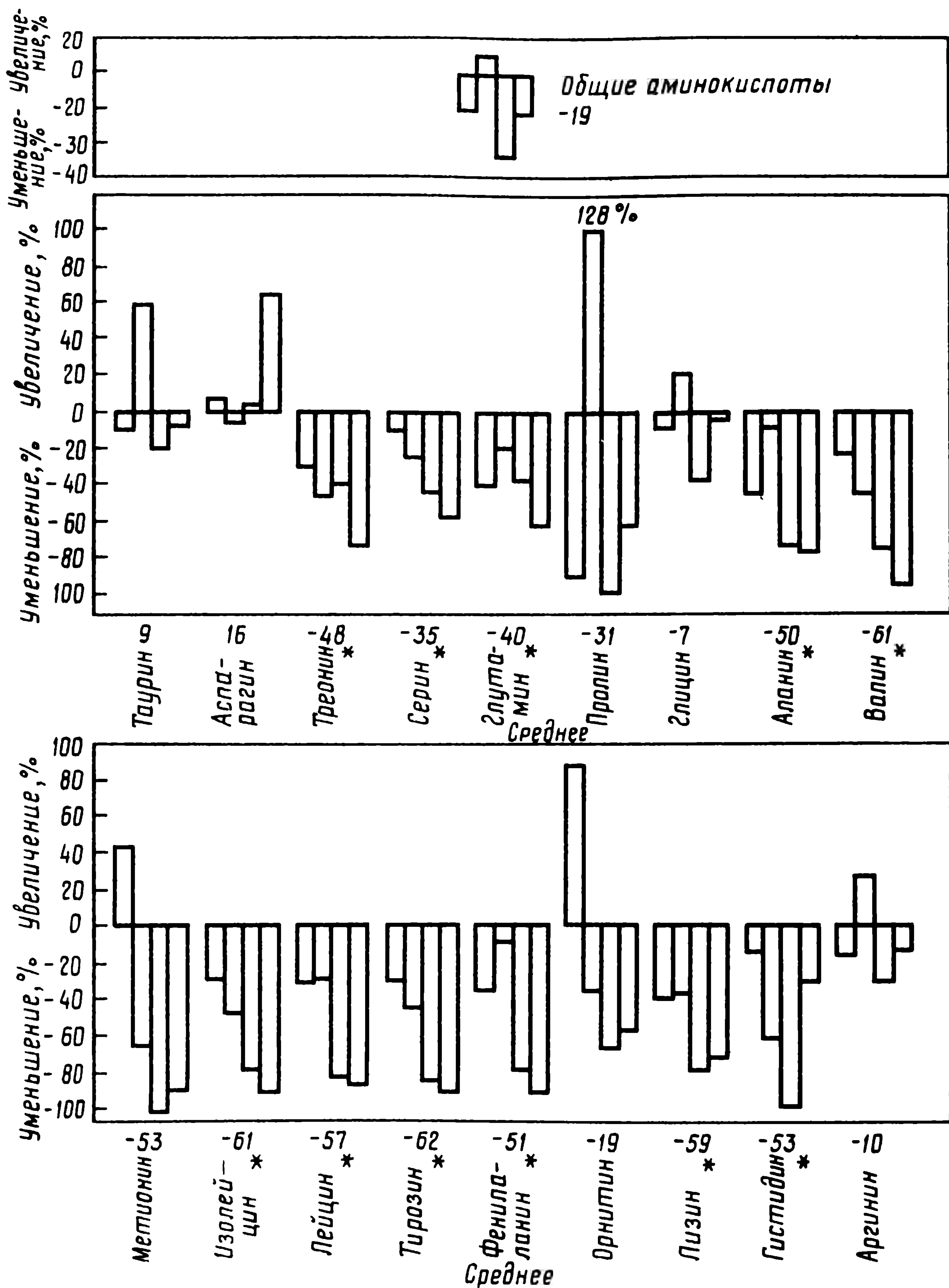


Рис. 7.35. Колебания процентного содержания свободных аминокислот у Neomysis integer, потреблявшего чистые углеводы. Под каждой гистограммой приведено среднее значение, звездочками отмечены значимые изменения [40]

концентрация остальных аминокислот, особенно тирозина, а также лейцина, изолейцина, валина и лизина резко уменьшалась (рис. 7.34, 7.35). Из четырех аминокислот, содержание которых осталось почти неизменным, глицин связывают с процессом осморегуляции у Neomysis; существенным может оказаться высокое содержание таурина. Аспартат важен, потому что находится в центре метаболических путей некоторых кето- и аминокислот. Аргинин в виде аргининфосфата играет важную роль в переносе энергии. На основании полученных результатов можно предположить, что эти четыре свободные аминокислоты сохраняются, возможно, за счет расходования белка тела.

Были проведены эксперименты по питанию Neomysis белком в виде обезжиренного яичного альбумина в течение примерно недели [40]. После умерщвления подопытных животных состав их аминокислот сравнивали с таковым контрольных животных и тех, которые потребляли каолин (голодавших). Голодавшие животные, как и ожидалось, потеряли около 40% белка тела, однако и мизиды, питавшиеся белком, потеряли почти столько же, хотя их выживаемость и была выше. Несмотря на потребление большого количества азота, скорость распада белков, определявшаяся энергетическими потребностями, превышала скорость их синтеза. Возможно, имелась также потребность в некоторых свободных аминокислотах, содержавшихся в пище в ограниченном количестве; снижение скорости синтеза белковых молекул могло быть также связано с отсутствием какого-то кофактора в такой очищенной пище. Статистический анализ показал существенные различия в составе аминокислот белковых гидролизатов у голодавших животных, у тех, которых кормили белком, и у контрольных (рис. 7.36). Например, глутамата и лизина у голодавших и получавших белок мизид было заметно меньше. Однако у голодавших животных было снижено содержание гистидина, а у мизид, которые потребляли белок, — пролина.

Содержание суммы свободных аминокислот у голодавших животных уменьшалось на 28%, вместе с тем концентрация таурина, аспартата и аргинина почти не изменялась, а доля глицина снижалась незначительно (ср. результаты по питанию углеводами). При питании альбумином суммарное содержание свободных аминокислот фактически не менялось, хотя содержание отдельных кислот в разных опытах значительно колебалось, что, вероятно, отражает одновременный перенос одних аминокислот из разлагающихся тканей тела и других — из переваренного альбумина. Однако содержание аргинина и аспартата четко сохраняется; концентрация глицина и таурина также почти не меняется. И у голодавших, и у питавшихся белком мизид сильнее всего снизилось содержание пролина и аланина. Результаты опытов по питанию крахмалом и белком свидетельствуют, что белки тела Neomysis можно очень приблизительно разделить на легко используемые для метаболизма при недостатке пищи и структурно необходимые (по-видимому, ферментативные системы, мембраны и т. д.), которые при всех условиях должны сохраняться. Белок может расходоваться и в том случае, если рацион недостаточен для поддержания

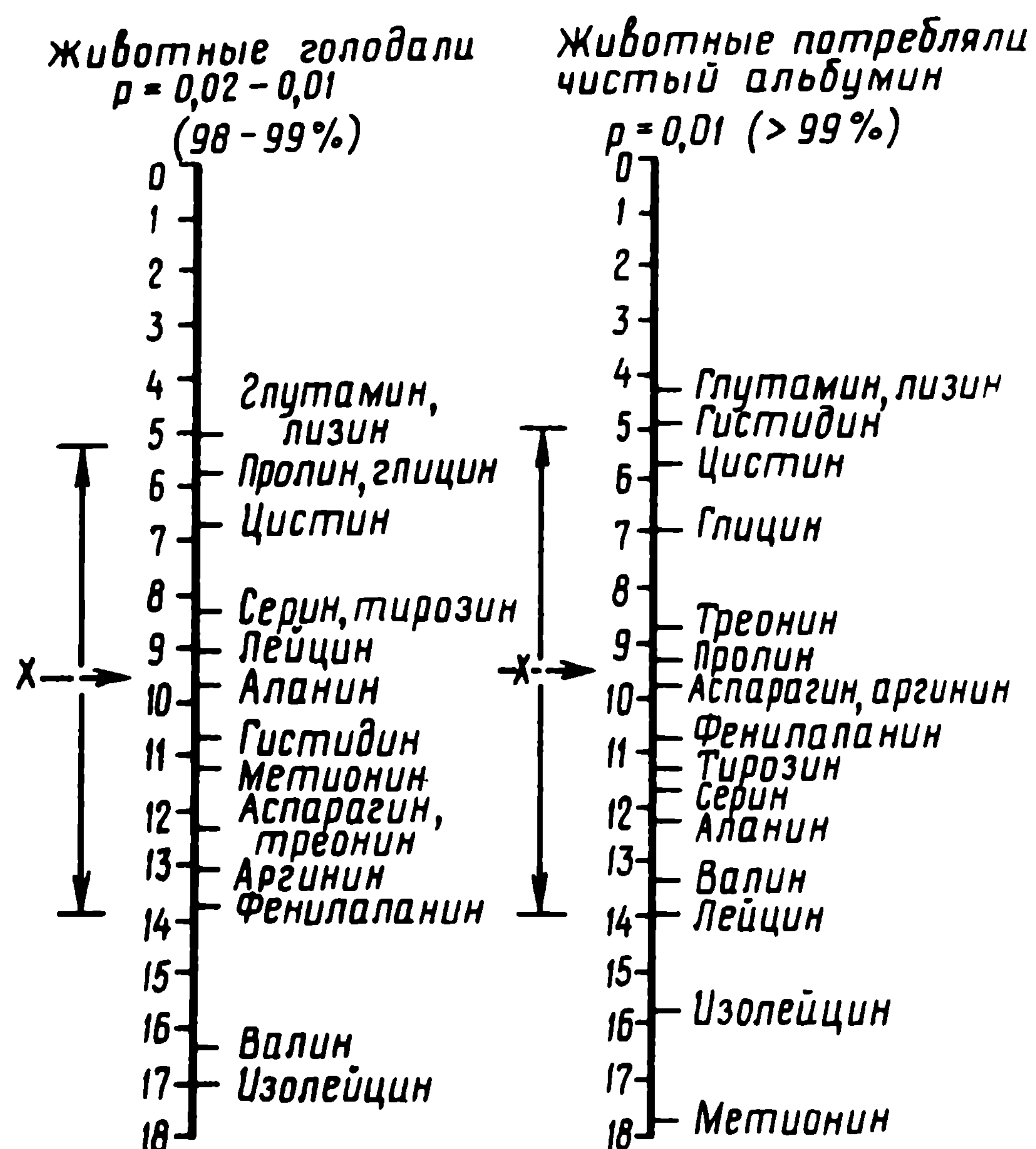


Рис. 7.36. Средние ранговые значения изменений состава белковых и свободных аминокислот у голодавших и потреблявших чистый альбумин Neomysis integer [40]

пула незаменимых свободных аминокислот. Кауи и Сарджент [294] предположили, что у рыб аминокислотный состав белка пищи в значительной степени определяет, на что он будет использован: на окислительный метаболизм или на синтез. У зоопланктона, для которого характерна высокая скорость круговорота белка, это можно отнести как к белкам тела, так и к белкам пищи.

Хотя белковые гидролизаты Neomysis, которых содержали на крахмале и белке, заметно различаются из-за потребления азота при питании белком, различия в содержании отдельных аминокислот в пище не оказывают непосредственного влияния на состав синтезированных белков тела (ср. данные Кауи и Корнера [292] по Calanus). Сходным образом состав пула свободных аминокислот не отражает состава аминокислот в пище. Белок тела (и белок пищи, если он доступен) мобилизуется, однако содержание отдельных аминокислот, особенно аспартата, глицина, таурина и аргинина сохраняется, возможно, благодаря их особому значению.

Из изложенного следует, что у морского зоопланктона есть «незаменимые» и «заменимые» аминокислоты. Это важно не только для изучения механизмов и путей метаболизма как таковых, но и для понимания морских экологических пищевых зависимостей. Отсутствие методики содержания зоопланктона на пище с точно подобранным составом аминокислот после полного удаления тех или иных кислот тормозит исследования. Кормление углеводами и белками может дать представление только о значении отдельных аминокислот. Весьма полезны также методы, связанные с кормлением животных меченой пищей или введением метки. Последний способ для зоопланктона почти непригоден не только из-за возможного шока и передозировки, но и из-за малого размера животных. Использовать инъекции можно только для очень небольшого числа относительно крупных видов со сравнительно твердым экзоскелетом.

Армитидж [40] кормила Neomysis ^{14}C-глюкозой, ^{14}C-аспартатом и ^{14}C-глутаматом. В каждом случае изотоп вносили в два вида корма:

Таблица 7.26. Включение метки в аминокислоты при кормлении Neomysis ^{14}C-глюкозой, ^{14}C-аспартатом и ^{14}C-глутаматом [40]

Свободная аминокислота	Средняя концентрация, мкмоль/г сырой массы	Случаи значимого включения метки*		Аминокислота белков	Средняя концентрация, мкмоль/г сырой массы	Случаи значимого включения метки		Общее число случаев значимого включения метки из 12 опытов	
1. Глицин	54,22	Таурин	+ + + + + —	1. Лизин	162,99	Глутамин	+ + + + + +	Глицин	7
2. Таурин	35,19	Глицин	+ + + ± ± ±	2. Глутамин	160,15	Аспарагин	+ + + + + +	Аспарагин	6
3. Аргинин	3,14	Пролин	+ + ± ± — —	3. Аспарагин	128,79	Треонин	+ + + + + +	Треонин	6
4. Аланин	2,91	Аргинин	+ + ± ± — —	4. Аланин	105,43	Аргинин	+ + + + ± ±	Глутамин	6
5. Пролин	2,83	Орнитин	+ + ± — — —	5. Глицин	93,83	Тирозин	+ + + + ± ±	Пролин	6
6. Орнитин	1,54	Аланин	+ ± ± ± — —	6. Пролин	75,77	Глицин	+ + + + ± —	Аргинин	6
7. Серин	1,01	Лизин	+ ± ± ± — —	7. Лейцин	73,63	Пролин	+ + + + ± —	Тирозин	5
8. Глутамин	0,49	Серин	+ ± ± — — —	8. Аргинин	54,65	Лизин	+ + + + — —	Лизин	5
9. Лейцин	0,40	Фенилаланин	+ — — — — —	9. Валин	53,28	Изолейцин	+ + + ± ± —	Фенилаланин	4
10. Лизин	0,39	Тирозин	+ — — — — —	10. Серин	51,82	Валин	+ + + ± — —	Изолейцин	3
11. Треонин	0,33	Цистеиновая	+ — — — — —	11. Треонин	47,25	Фенилаланин	+ + + ± — —	Лейцин	3
12. Аспарагин	0,28	Лейцин	± ± — — — —	12. Изолейцин	46,64	Лейцин	+ + + — — —	Валин	3
13. Фенилаланин	0,27	Треонин	± ± — — — —	13. Фенилаланин	41,25	Серин	+ ± ± ± ± —	Аланин	2
14. Цистеиновая	0,26	Глутамин	± — — — — —	14. Тирозин	36,06	Аланин	+ ± ± ± — —	Серин	2
15. Изолейцин	0,25	Аспарагин	± — — — — —	15. Гистидин	26,06	Цистеиновая	± ± ± — — —	Цистеиновая	1
16. Метионин	0,25	Гистидин	— — — — — —	16. Метионин	13,85	Метионин	± — — — — —	Метионин	0
17. Валин	0,25	Изолейцин	— — — — — —	17. Цистин	3,61	Гистидин	± — — — — —	Гистидин	0
18. Тирозин	0,19	Метионин	— — — — — —	18. Цистеиновая	2,73	Цистин	— — — — — —		
19. Гистидин	0,16	Валин	— — — — — —						

* Уровни значимости: $+ > 95\%$; $\pm$ 68—95%; $- < 68\%$.

Таблица 7.27. Включение метки в аминокислоты при кормлении Gnathophausia ^{14}C-*глюкозой*, ^{14}C-*аспартатом и* ^{14}C-*глутаматом* [40]

Свободная аминокислота	Средняя концентрация, мкмоль/г сырой массы	Случаи значимого включения метки*		Аминокислота белков	Средняя концентрация, мкмоль/г сырой массы	Случаи значимого включения метки		Общее число случаев значимого включения метки из 12 опытов	
1. Пролин	26,08	Таурин	+ + + + + −	1. Глицин	61,95	Глутамин	+ + + + ± −	Глутамин	6
2. Глицин	8,78	Фенилаланин	+ + + − − −	2. Глутамин	60,60	Валин	+ + + ± ± −	Аланин	5
3. Таурин	8,10	Пролин	+ + ± ± ± −	3. Лизин	54,75	Аспарагин	+ + + ± − −	Валин	4
4. Аланин	6,67	Аланин	+ + ± − − −	4. Аспарагин	52,92	Аланин	+ + + ± − −	Пролин	4
5. Лейцин	6,05	Глутамин	+ + ± − − −	5. Аланин	49,45	Пролин	+ + − − − −	Аспарагин	3
6. Валин	3,83	Цистеиновая	+ + ± − − −	6. Пролин	48,12	Серин	+ ± ± − − −	Фенилаланин	3
7. Изолейцин	3,57	Валин	+ ± ± − − −	7. Серин	31,98	Треонин	+ ± ± − − −	Серин	2
8. Лизин	2,92	Изолейцин	+ ± − − − −	8. Валин	30,42	Глицин	± ± ± − − −	Цистеиновая	2
9. Аргинин	2,17	Лизин	+ ± − − − −	9. Лейцин	30,35	Аргинин	± ± ± − − −	Треонин	1
10. Орнитин	2,05	Лейцин	+ − − − − −	10. Тирозин	29,67	Цистин	± ± ± − − −	Изолейцин	1
11. Метионин	1,68	Серин	+ − − − − −	11. Изолейцин	23,05	Гистидин	± ± − − − −	Лейцин	1
12. Фенилаланин	1,65	Треонин	± ± ± ± − −	12. Аргинин	18,90	Цистеиновая	± ± − − − −	Лизин	1
13. Треонин	1,27	Глицин	± ± − − − −	13. Фенилаланин	18,17	Метионин	± − − − − −	Глицин	0
14. Серин	1,18	Аргинин	± ± − − − −	14. Треонин	16,38	Лизин	− − − − − −	Аргинин	0
15. Тирозин	1,15	Метионин	± ± − − − −	15. Гистидин	15,22	Лейцин	− − − − − −	Тирозин	0
16. Глутамин	0,87	Тирозин	± ± − − − −	16. Метионин	4,95	Тирозин	− − − − − −	Гистидин	0
17. Гистидин	0,73	Аспарагин	± ± − − − −	17. Цистин	1,36	Изолейцин	− − − − − −	Метионин	0
18. Аспарагин	0,38	Орнитин	± − − − − −	18. Цистеиновая	1,02	Фенилаланин	− − − − − −		
19. Цистеиновая	0,09	Гистидин	± − − − − −						

* Уровни значимости: + >95%; ± 68—95%; − <68%.

чистый крахмал и смесь яичного альбумина, жира и крахмала; последний рацион можно считать более адекватным. Эксперименты продолжались максимум 13 сут; после окончания опыта животных умерщвляли и определяли радиоактивность свободных аминокислот и аминокислот белков. Несмотря на трудности интерпретации данных, например из-за в общем малых количеств ^{14}C, включенных в аминокислоты, можно было идентифицировать аминокислоты с достаточно высоким содержанием меченого углерода (табл. 7.26). Армитидж считает, исходя из частоты включения метки в значительном количестве, что таурин, глицин, аспартат, треонин, глутамат, пролин, аргинин, тирозин и лизин являются, вероятно, заменимыми аминокислотами. Включение метки в другие аминокислоты было менее интенсивным, однако некоторый их синтез все же происходил. По крайней мере две кислоты, гистидин и метионин (и, возможно, цистин) оказываются немечеными и, вероятно, являются незаменимыми. Отчетливое различие между свободными аминокислотами и аминокислотами белков заключается в том, что, даже когда в качестве меченого субстрата применяют аспартат или глутамат, в пуле свободных аминокислот они никогда не метятся интенсивно, в белках — всегда.

Несколько сходных экспериментов выполнено на глубоководной океанической мизиде Gnathophausia, которую содержали на тех же меченых веществах. Помимо радиоактивности свободных и белковых аминокислот, определяли радиоактивность хитина (после гидролиза) и липидов. Результаты, представленные в табл. 7.27, показывают, что, хотя аминокислоты метились часто и в достаточном количестве, глицин, аргинин и тирозин наряду с метионином и гистидином оказались слабомечеными и в пуле свободных аминокислот, и в белках. Несмотря на то что в свободных аминокислотах они могут содержаться в значительных количествах, они явно не синтезировались из предложенных субстратов. Различие между эстуарными Neomysis, у которых образование глицина происходит очень интенсивно, и океаническими Gnathophausia, не синтезировавшими глицин из этих трех субстратов, поразительно. У Gnathophausia тирозин не метили, поскольку ^{14}C легко включается в фенилаланин. Тем не менее у Gnathophausia отмечен значительный перенос ^{14}C от меченой глюкозы в хитин; от меченого глутамата перенос незначителен, а от меченого аспартата отсутствует. Считается, что для синтеза хитина у Gnathophausia важнее глюкоза, чем аминокислоты. Некоторое количество ^{14}C из меченой глюкозы, а в одном случае и из меченого глутамата переходило в липиды. У Neomysis отмечен более интенсивный синтез липидов, включающих ^{14}C, из всех субстратов, особенно из глюкозы.

Ограниченная информация, полученная по незаменимым аминокислотам ракообразных, касается главным образом крупных донных видов. Из 10 кислот, которые Хартенштайн [558] относит к незаменимым, шесть были помечены в опытах с Neomysis. Только гистидин и метионин из перечисленных Хартенштайном явно не синтезировались. Было бы преждевременным разделять аминокислоты на «заменимые» и «незаменимые» на основании этих экспериментов с Neomysis и Gnathophausia. В общем низкая радиоактивность амино-

кислот, получаемых с пищей, и другие экспериментальные сложности затрудняют интерпретацию результатов. Некоторый синтез может происходить под действием кишечных микроорганизмов мизид.

Тем не менее исследования такого типа могут в конце концов прояснить картину метаболизма азота у зоопланктона. При интенсивном белковом метаболизме, свойственном многим видам, можно ожидать взаимопревращений в процессах синтеза и деструкции белка. Раймонт и др. [1110] сообщили о результатах предварительного определения трансаминазной активности у Neomysis. Активность α-кетоглутараттрансаминазы была высокой, особенно по отношению к аспартату, глицину и аланину. Активность глиоцилаттрансаминазы оказалась очень низкой. Армитидж [40] рассмотрела возможные пути биосинтеза аминокислот у Neomysis. Глутаматоксалоацетаттрансаминаза оказалось активнее глутаматпируватной системы. У Gnathophausia частое включение метки в аланин и глутамат указывает на то, что глутамат-пируватная реакция может быть более активной.

Основным вкладом в дальнейшее исследование физиологии и биохимии зоопланктона является успешное содержание некоторых видов зоопланктона в лабораторной культуре. До настоящего времени проведено очень мало исследований видов зоопланктона, содержавшихся на разных видах корма. Корнер и Кауи [279] со ссылкой на результаты предварительных опытов указывают, что у молоди двустворчатых моллюсков Mercenaria mercenaria, которую содержали на «плохом» (Chlamydomonas coccoides) и «хорошем» (Tetraselmis suecica) фитопланктоне, отмечены небольшие различия в составе белков тела, хотя аминокислотный состав двух видов корма был в общем достаточно сходен. Содержание других видов зоопланктона на «бедном» и «полноценном» корме, к сожалению, не сопровождалось анализом их аминокислотного состава. В любом случае разнообразие липидов и аминокислот у зоопланктона, питающегося монокультурой водорослей или специфической животной пищей, настолько велико, что обычно невозможно выявить влияние отдельных липидов или аминокислот. В настоящее время есть потребность в содержании лабораторных культур зоопланктона на определенных кормах. Герен и Годи [471, 520] на примере гарпактикоидеи Tisbe holothuriae показали, что культуру зоопланктона можно содержать на искусственных кормах, применяемых в промышленном рыбоводстве или приготовленных по специальным рецептурам. Один из таких рационов с высоким содержанием азота включал казеин, тресковый жир и дрожжи.

Раймонт и Раймонт (неопубликованные данные) содержали Neomysis integer в лаборатории при 15 °С и кормили их яичным альбумином, порошком глюкозы, высушенной и мелкоизмельченной бычьей печенью и другой искусственной пищей. Молодь мизид активно питалась и быстро росла, особенно на рационах с высоким содержанием азота; прирост за 10 сут составил 4—5 мм.

Физиологические и биохимические исследования таких выращенных в лаборатории «стандартных» животных значительно упрощаются, хотя необходимо учитывать упомянутые выше различия между «диким» и лабораторным зоопланктоном.

ГЛАВА 8

ВОДНЫЕ МАССЫ И ПОПУЛЯЦИИ ЗООПЛАНКТОНА (ВИДЫ-ИНДИКАТОРЫ)

Качественные и количественные характеристики популяций зоопланктона в значительной степени обусловлены характером размножения голопланктонных животных, а в некоторых районах — циклами размножения меропланктона. В то время как сезонная вертикальная миграция может оказывать заметное влияние на зоопланктонные популяции, другие факторы, такие как апвеллинг и различные гидрологические изменения, вызывающие перемешивание и стабилизацию, могут привести к резко выраженным изменениям фитопланктона (см. том 1), а следовательно, и характеристик зоопланктонных популяций. Важная роль вертикального переноса водных масс в продукции планктона общепризнана и ясно, что от горизонтального переноса и водообмена в поверхностных слоях воды, а также от движения водных масс в значительной степени зависят и обилие зоопланктона, и его видовой состав. Дрейф водных масс параллельно линии берега, к берегу или от него особенно важен в тех местах, где наблюдается сезонное изменение интенсивности теплых и холодных течений, переносящих эндемичные для них планктонные популяции. Такой перенос может обусловить флуктуации плотности зоопланктона и отчетливые изменения фауны, в том числе появление сообществ видов, характерных для чужеродных в данном районе водных масс. Очень часто, особенно вблизи берегов, такие горизонтальные перемещения сопровождают изменения характера вертикальной циркуляции. Дрейф поверхностных водных масс с эндемичным для них зоопланктоном — типичное явление как в открытом океане, так и в прибрежной зоне, хотя изучать его обычно легче вблизи берегов.

Таким образом, знание состава фауны водных масс и изменений, происходящих при дрейфе вод, исключительно важно, хотя эти изменения часто невозможно отделить от изменений, происходящих в популяциях при размножении. Павштикс [1028] подчеркивала, что сезонные изменения границ распространения видов невозможно установить без точных знаний о водных массах и течениях. В соответствии с этим она определяет водную массу как сравнительно большой объем воды, в котором распределение физических, химических и биологических параметров остается приблизительно постоянным в течение длительного времени. Наиболее наглядно зависимость границ распространения зоопланктонных видов от характера водных масс проявляется в районах с резко выраженными климатическими различиями между зимой и летом — сезонные колебания интенсивности теплых и холодных течений приводят не только к изменению численности зоопланктона, но и расширению или сужению границ распространения

видов. Становится все очевиднее, что основные центры распространения многих планктонных животных приурочены к определенным водным массам. Вид, населяющий данную водную массу, стремится полностью заселить район, в котором он способен размножаться и успешно поддерживать свое существование; вследствие дрейфа особи вида в большей или меньшей степени выносятся за пределы этого района. Близкородственные виды, населяющие расположенные рядом и не слишком различающиеся водные массы, будут, следовательно, конкурировать между собой, и возможна сезонная сукцессия, связанная либо с медленными изменениями характеристик одной и той же водной массы вследствие климатических изменений, либо с сезонными различиями характера течений или чаще с тем и другим одновременно.

Горизонтальное (географическое) распределение многих видов зоопланктона из разных таксонов описано в гл. 2. Поскольку многие виды приурочены к определенной водной массе, целая группировка видов часто оказывается характерной для данной водной массы и тогда ее называют планктонным сообществом. Необязательно, чтобы отдельная водная масса или течение имели свой набор видов планктона, чаще водная масса характеризуется определенным соотношением видов. Такие физические и химические параметры среды, как температура и соленость, являются, по-видимому, важными факторами контроля сообщества, поэтому анализ $T - S - P$ диаграмм (температура — соленость — планктон) может быть очень полезным при установлении связи между планктонными популяциями и водными массами. Такой подход применен, в частности, Бэри [89], который установил, что, несмотря на сезонные колебания температуры, между видами планктона и поверхностными водными массами, определенными по $T - S$ диаграммам, может быть установлена достоверная связь.

Хотя температура и соленость важны для определения водных масс, действительно значащими факторами, влияющими на роль и распределение данной группировки видов, являются такие свойственные данной водной массе факторы, как, например, содержание неорганических питательных микроэлементов, органических веществ, а также межвидовых субстанций, стимулирующих или подавляющих рост. Характеристики, от которых зависит «качество» водной массы, не поддаются определению. Как считает Бэри [88, 89], $T - S$ диаграмму можно использовать для описания водной массы, однако сама по себе температура (и соленость) не оказывает явного влияния на распределение какого-либо вида. При смешении водных масс популяции видов вынуждены приспосабливаться к неспецифическим свойствам смешанных вод; дальнейшая судьба популяции зависит от того, насколько активно в этих новых условиях она будет размножаться. Бэри разделил 17 видов планктонных животных Северо-Восточной Атлантики по сходству распространения. Шесть группировок удалось связать с приповерхностными водными массами. Например, были выделены тепловодные (южные), переходные и холодноводные (северные) океанические группировки; некоторые виды способны в той или иной степени проникать за пределы своей водной массы. Все три океанические группировки распространены преимущественно за пре-

делами шельфа, т. е. их способность заселять смешанные воды ограничена. Другие виды больше приурочены к прибрежным водам.

Поскольку, несмотря на сезонные колебания температуры и солености, виды распространены в основном в пределах своей характерной водной массы, Бэри предположил, что критическим фактором, характеризующим реакцию вида, является толерантность. При смешении двух водных масс в некоторой точке вдоль градиента концентрации толерантность становится критической. Некоторые виды (например, Metridia lucens, Temora longicornis) обладают повышенной способностью пересекать границы, т. е. они высокотолерантны. В дальнейшем Бэри [89] разделил зоопланктон Северо-Восточной Атлантики на приуроченный премущественно к южным, северным и прибрежным водам и отметил сравнительное постоянство группировок видов, несмотря на сезонные колебания температуры. В то время как на границе двух водных масс вид, испытывающий действие «чужой» водной массы, может оказаться нетолерантным, реакция его на смешение двух водных масс может быть отличной от реакции на каждую водную массу в отдельности. Влияние водной массы на популяцию зоопланктона должно находиться в существующих $T-S$ пределах; температура и соленость могут, безусловно, изменять реакцию популяции.

Касаясь вопроса о развитии зоопланктонной популяции в данной водной массе, необходимо отметить, что биологические взаимоотношения между фитопланктоном и зоопланктоном, а также между разными видами зоопланктона изучены недостаточно. Однако эти данные могут быть очень важны, особенно в сочетании с такими более очевидными факторами, как температура, для успешного воспроизводства в условиях межвидовой конкуренции. К сожалению, наука располагает незначительной информацией, за исключением некоторых данных по пищевым отношениям, а также о токсичных или ингибирующих видах, ограничивающих распространение планктона. В первом томе было приведено несколько примеров встречаемости определенных видов фитопланктона, которые, по-видимому, способствуют присутствию других видов. Термин «сообщество» применительно к морскому зоопланктону, как правило, не отражает ту степень биологических взаимоотношений, которая характерна для некоторых наземных сообществ, однако в менее строгом значении термин «зоопланктонное сообщество» используется в дальнейшем изложении.

Здесь не место описывать значительное разнообразие зоопланктонных сообществ, распространенных в холодных высокоширотных, умеренных, субтропических и тропических водах, неритических и океанических районах. Тем более что некоторые сведения уже приведены при описании распределения разных таксонов (гл. 2) и характера размножения планктона (гл. 3). Здесь уместно описать несколько сообществ, чтобы проиллюстрировать влияние гидрологических изменений, включая сезонные, на распространение и численность видов, и привести несколько примеров видов-индикаторов среди планктонных животных.

Прежде чем перейти к рассмотрению сообществ, необходимо

обсудить вопрос о существовании видов-космополитов. Отдельные виды планктонных животных, по-видимому, распространены исключительно широко, иногда почти по всему Мировому океану (см. гл. 1); некоторые виды способны процветать и в неритических, и в океанических районах, и в самых холодных, и в самых теплых водах. Некоторые формы, которые Экман [364] называл «холодноводными космополитами», обычно встречаются в больших количествах в холодных поверхностных водах высоких широт обоих полушарий, но отмечены также в субтропических и тропических районах, правда в меньшем количестве и обычно в глубоких слоях, так что им удается избежать теплых вод. Виды-космополиты и холодноводные космополиты наименее пригодны для разграничения сообществ. Однако в популяциях таких очень широко распространенных видов в разных частях ареала часто заметны незначительные колебания морфологических признаков, поэтому эти популяции часто считаются отдельными расами.

Бродский [193] подчеркивал, что тщательные таксономические исследования могут также выявить существование близкородственных (политипических) видов, каждый со своим особым распределением. Он разделил вид Calanus finmarchicus (sensu lato) (см. гл. 2). Pseudocalanus minutus можно разделить на три близкородственных вида. У некоторых видов зоопланктона, например Calanus plumchrus, Oithona similis и другие виды рода Oithona [1266], Liriope tetraphylla, Ekrohnia hamata, Sagitta planctonis и Beroe cucumis, отмечены разные расы или подвиды, но не ясно, являются ли они фенотипическими или генотипическими. Другие широко распространенные виды, у которых обнаружено существование рас, рассмотрены в гл. 2.

Макгауэн [797] обсуждает возможные механизмы эволюции генетически различных популяций планктонных животных в случаях, когда пространственное разделение популяций отсутствует или является неполным. Он изучил две формы птероподы Limacina helicina — с низкой спиралью и без обычных вертикальных штрихов на раковине, которая распространена в субарктических водах Северной Пацифики, включая Аляскинский круговорот и Калифорнийское течение. У двух популяций, обозначим их А и Б, наблюдается трансгрессия в областях перекрывания, однако характер их распределения различен. Популяция А населяет чисто субарктические воды, популяция Б — смешанные субарктические воды. Характер их распространения соответствует системе циркуляций, если предположить, что популяция Б — производная от популяции А. Макгауэн считает, что две формы различаются больше генетически, чем фенотипически, хотя это пока не доказано. Однако морфологические различия трудно скоррелировать с изменениями температуры или других параметров среды. Вариант Б может быть особым генотипом варианта А, регулярно выносимым в другой (смешанные воды) биотоп, к которому он лучше приспособлен.

Вполне вероятно, что у океанического зоопланктона и из других таксонов имеется межвидовая изменчивость, несмотря на обмен между водными массами открытого океана. Следовательно, близко-

родственные виды или подвиды могут быть приурочены к своим ареалам благодаря адаптации к определенным экологическим условиям, характерным для конкретной водной массы. Важное значение для сохранения популяции в определенном районе могут иметь течения; частью этого механизма может быть сочетание вертикальных миграций животных с глубинными течениями. Таким образом, биогеографические границы близкородственных видов или даже подвидов так называемых космополитных форм могут совпадать с границами определенных водных масс, хотя при выявлении изменений границ распространения видов использовать такие близкородственные формы трудно. Для таких исследований обычно требуется статистический анализ морфометрических признаков.

АРКТИЧЕСКИЙ ЗООПЛАНКТОН

Некоторые виды зоопланктона — типичные обитатели арктических вод, особенно в атлантическом секторе. Если точные границы распространения отдельных видов все еще остаются спорными, то следующие виды представляются весьма типичными для арктических вод: Calanus glacialis, C. hyperboreus, Pseudocalanus minutus, Microcalanus pygmaeus, Metridia longa, Pareuchaeta glacialis, Oithona similis, Oikopleura vanhoeffeni, Themisto libellula, Themisto abyssorum, Pseudalibrotus spp., Ptychogastria polaris, Mertensia ovum, Crossota norvegica и Limacina helicina.

Грайс [511] перечисляет других сравнительно обычных в арктических водах копепод (Scaphocalanus magnus, Chiridius obtusifrons, Ectinosoma finmarchicum, Spinocalanus magna и Oncaea borealis). Многие из них часто встречаются в тихоокеанском секторе Арктики, однако Calanus finmarchicus, C. hyperboreus, Chiridius obtusifrons, Heterorhabdus norvegicus и Pareuchaeta glacialis в Тихом океане не отмечены. Джонсон [659] называет другие компоненты арктического зоопланктона — копепод Gaidius tenuispinus и G. brevispinus, Microcalanus pugmaeus и копеподитов других микрокаляноид, Scaphocalanus brevicornis, Spinocalanus abyssalis и Temorites brevis, а также некоторые виды остракод из рода Conchoecia. Немногочисленные другие виды (например, Thysanoessa inermis, T. raschii) могут избегать самых высоких широт, но встречаются в арктических и субарктических районах вместе с такими арктическими копеподами, как Calanus hyperboreus и Metridia longa. В арктических и субарктических водах обнаружены также Aglantha digitale, Meganyctiphanes norvegica и хетогнаты Eukrohnia hamata, Sagitta arctica и Sagitta maxima.

Ареалы арктических и субарктических видов также в значительной степени зависят от вертикального распределения планктона. Наиболее плотно заселены планктоном очень холодные и распресненные поверхностные слои Северного Ледовитого океана, но наибольшее видовое разнообразие отмечается в теплом промежуточном слое атлантических вод. Третий слой — холодные глубинные арктические воды [504]. Данбар и Хардинг [356] допускают су-

ществование холодного поверхностного слоя арктических вод с его ограниченной фауной, но сомневаются в том, что промежуточная атлантическая вода является самостоятельной водной массой со специфической фауной. По Грейнджеру [504], суммарная численность восьми типично арктических копепод составляет более 99% численности зоопланктона в верхних 50 м воды Северного Ледовитого океана, и эти виды способны размножаться в поверхностных водах. Хотя эти же виды встречаются и в более глубоком теплом слое, их численность там меньше, к ним добавляются виды, менее типичные для арктических вод (например, Spinocalanus magnus, Gaidius tenuispinus, Gaidius brevispinus, Heterorhabdus, Aetideopsis rostrata).

Грейнджер обнаружил также, что в прибрежных водах Канадской Арктики распространены те же виды поверхностных арктических копепод. Вместе с ними обитают такие виды, как Aglantha digitale, Aeginopsis laurentii, Oikopleura vanhoeffeni, Fritillaria borealis и Sagitta elegans. В некоторых районах были отмечены также меропланктонные медузы и такие виды, как Eurytemora herdmani, Acartia longiremis, Limnocalanus grimaldii и Hyperoche. В западные части района могут проникать из Тихого океана субарктические копеподы Eucalanus bungii bungii и Calanus cristatus, однако в очень высоких широтах они не размножаются, что подтверждают Данбар и Хардинг [356].

Calanus finmarchicus (sensu stricto) — наиболее характерный представитель субарктических (бореальных) вод наряду с Euchaeta norvegica и многими видами, особенно из родов Pseudocalanus и Metridia, уже приведенными для высоких широт. Calanus finmarchicus, по-видимому, не проникает в самые высокие широты, по крайней мере в поверхностные воды, где его замещают Calanus glacialis и Calanus hyperboreus. Грейнджер [503] приводит различие между такими районами, как море Лабрадор, Девисов и Гудзонов проливы, где в бореальных атлантических водах среди планктона доминирует Calanus finmarchicus, и районами с арктической водной массой (Северный Ледовитый океан, большая часть Гудзонова залива и т. д.), в которых доминирует C. glacialis. В районах со смешанными водами встречаются оба вида. C. glacialis доминирует на большей площади Баффинова залива, западнее Девисова пролива и в части Гудзонова пролива, т. е. в районах, где доля арктической водной массы выше. Ареал C. hyperboreus в основном совпадает с ареалом C. glacialis.

Необходимо различать обычный ареал вида, в пределах которого он активно размножается, и крайние пределы распространения отдельных экземпляров, особенно в тех районах, где ветвь течения может заносить выселяющиеся виды. Тидмарш [1343], изучая район между северо-западным побережьем Гренландии и островом Элсмир (79° с. ш.), обнаружил, что C. finmarchicus регулярно встречается в эпипланктоне, хотя доминируют арктические виды (Metridia longa, C. glacialis, C. hyperboreus). Euchaeta norvegica и Scolecithricella ovata присутствовали в промежуточной атлантической водной массе, по-видимому, в результате проникновения некоторого количества

смешанных атлантических вод в составе Западно-Гренландского течения. Однако эти виды почти не размножались, так что их с полным основанием можно считать иммигрантами.

Данбар [350] описывает примерно такую же ситуацию для района Канадской Арктики. Он перечисляет несколько видов типично арктических гаммароидей; некоторые из них (например, Pseudalibrotus glacialis, P. nanseni, Apherusa glacialis) — истинно пелагические и могут служить надежными арктическими планктонными видами-индикаторами. Гипериида Themisto libellula наиболее обильна в высокоарктических районах. В заливе Диско из-за апвеллинга несколько более теплых и соленых атлантических вод Themisto libellula встречается сревнительно редко. Его замещают здесь Thysanoessa spp. и в небольшом количестве Meganyctiphanes, которые обычно считаются субарктическими (гл. 2). В более глубоких слоях обитает Boreomysis nobilis — истинно арктический вид. Таким образом, здесь, вероятно, присутствует определенная примесь арктических вод. Данбар указывает на различие между планктоном залива Диско, в котором преобладают эвфаузииды, и высокоарктическим планктоном, типичным для вод Баффиновой Земли.

БОРЕАЛЬНЫЙ ЗООПЛАНКТОН

Доминирование Calanus finmarchicus в субарктических водах подсказало Бигелоу [131] мысль назвать широко распространенное планктонное сообщество, характерное для бореальных частей Северной Атлантики, сообществом калянуса. Оно часто встречается в высоких широтах и доминирующих видов в нем сравнительно немного. Помимо преобладающего Calanus finmarchicus, наиболее типичные его виды: Metridia lucens, Euchaeta norvegica, Pseudocalanus, Microcalanus, Themisto compressa, Thysanoessa spp., Clione limacina, Limacina retroversa, Eukrohnia hamata, Oithona similis, а в менее океанических районах — Meganyctiphanes и Sagitta elegans.

В зависимости от широты и характера течений в бореальных водах могут встречаться в небольших количествах арктические виды, особенно копеподы Calanus hyperboreus и Metridia longa. Бигелоу [131] описал сообщество, типичное для открытых частей залива Мэн и вод Северной Атлантики, однако по мере приближения к побережью залива число неритических видов возрастает. Распространение этого сообщества к югу у американского побережья Атлантического океана ограничено теплыми и высокосолеными водами Гольфстрима [133, 241], однако к северу и востоку оно распространено через всю Атлантику, охватывает океанические районы вокруг Исландии и южнее Гренландии, достигает Британских островов и Норвежского моря.

Есперсен [649] обнаружил сообщество калянуса у Фарерских островов и Исландии, а Виборг [1415, 1416] — в Норвежском море. Роу и Фрейзер [1086] и Роу и Рис [1087] показали, что сходные виды зоопланктона присутствуют в Северном море, хотя по мере приближения к побережью и банкам, как и у американского побе-

режья, увеличивается число неритических видов. Этот тип зоопланктонного сообщества широко распространен также в Баренцевом и Карском морях [1457]. Calanus finmacrhicus обычно доминирует в планктоне Карского моря по биомассе, хотя в некоторых районах обильнее Pseudocalanus. Медузы и другие неритические зоопланктонные виды более обильны в прибрежных районах. Грейнджер [501], работавший в прибрежных водах Канадской Арктики, обнаружил в мелководном планктоне большое количество медуз, сагитт и фрагментов гребневиков, а также такие более океанические виды, как Calanus finmarchicus, C. hyperboreus, Pseudocalanus, Oithona и Aglantha. В целом для Северной Атлантики плотность Calanus finmarchicus очень высока, но в высоких широтах наблюдается тенденция к увеличению доли таких исключительно холодолюбивых видов, как Calanus hyperboreus, Metridia longa и Aglantha [648, 649].

СЕЗОННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Исследование арктических и субарктических (бореальных) сообществ Северной Атлантики показало, что сезонное распространение видов зависит от распределения водных масс. Примеры расширения и сужения ареала тепловодных и холодноводных видов в зависимости от сезона были приведены Зенкевичем [1457] для Баренцева моря. Он также указывает на Карское море как на район, где можно особенно успешно использовать биологические индикаторы. Водные массы Карского моря слагаются из вод, вносимых из Баренцева моря на западе, из вод центральной части Арктического бассейна, которые включают холодную глубинную арктическую и более теплую промежуточную водную массу, и солоноватых холодных вод материкового стока. Виборг, Хансен и Эстведт привели примеры сходных изменений в очень холодных бореальных водах у берегов Норвегии и в Норвежском море. Большая часть сезонных изменений обусловлена размножением эндемиков и вертикальной миграцией, однако Эстведт [999] сообщает о появлении несколько менее холодноводных видов (Metridia lucens, Limacina retroversa) в конце лета, что может быть связано с вторжениями атлантической водной массы.

Павштикс (1028), изучавшая сезонные изменения зоопланктона Девисова пролива, обнаружила отчетливое влияние характера течений и водных масс на достаточно типичное сообщество калянуса. В течение большей части года Девисов пролив покрыт льдом; весеннее развитие планктона наступает вслед за его таянием. Водные массы этого района состоят из атлантических вод течения Ирмингера, смешивающихся с водами холодного Восточно-Гренландского течения, очень холодных вод Канадского и Лабрадорского течений, идущих на юг вдоль Баффиновой Земли, и материкового стока. Происходит очень сложное перемешивание водных масс, особенно в южной части пролива. Доминирующие виды — обычно Calanus finmarchicus и Oithona similis, но Calanus размножается в основном с мая по июнь и доминирует до июля, а Oithona становится более многочисленной с июля. В сентябре Oithona

достигает большей численности, чем Calanus. Оба вида встречаются в этом районе всю зиму, но в небольшом количестве.

Очень большие изменения биомассы (почти 100-кратные) и еще более значительные сезонные колебания численности зоопланктона связаны с течениями и таянием льда. В южной, менее холодной части пролива биологическая зима продолжается с октября приблизительно до марта — апреля. Калянусы, частично вносимые с водами течения Ирмингера, а частично перезимовавшие в этом районе, начинают размножаться примерно в мае, а в более глубоководных частях моря Лабрадор — несколько позднее (июнь — июль). Однако дальше к северу их развитие задерживает ледовый покров, так что там биологическая зима длится примерно до июля; численность Calanus, хотя они и продолжают доминировать, низка в это время в северной части района и в зоне действия очень холодного Лабрадорского течения. Таким образом, так называемая биологическая весна (т. е. период, когда виды активно размножаются) в северной части района и холодном Канадском течении может наступать даже в августе или сентябре. Calanus glacialis — истинно арктический вид — также распространен в этой водной массе и размножается. Грейнджер [503] полагает, что в море Лабрадор в конце лета может наступать второй пик размножения, однако севернее Девисова пролива C. finmarchicus обычно не размножается. У C. glacialis в пределах всего его арктического ареала наблюдается один период размножения в году; в некоторых районах он размножается в конце лета. Павштикс показала, что в этих очень холодных районах доля биомассы Metridia longa, Calanus hyperboreus, Limacina helicina и других арктических форм в общей биомассе зоопланктона значительна, даже несмотря на то, что по численности все еще преобладают Calanus finmarchicus и Oithona. Встречаемость этих арктических видов вместе с гребневиком Mertensia отражает положение границы Канадского течения и более теплого Западно-Гренландского течения, в водах которого доминирует типичное сообщество Calanus finmarchicus.

Другие виды (например, Aglantha) могут встречаться в более южных частях Девисова пролива, особенно в конце сезона, примерно в августе или сентябре. Там, где сильнее проявляется влияние атлантической компоненты, иногда встречаются Limacina retroversa, Tomopteris и Physophora, а в самых южных районах Девисова пролива обильна Salpa fusiformis. На крайнем юге района наблюдается ситуация, характерная для биологического лета, хотя и возникающая очень поздно (примерно в августе — сентябре). Для нее характерна не только высокая численность Oithona, но и относительное обилие перечисленных выше бореальных видов, большое количество вынесенных из прибрежных районов медуз и повышенное видовое разнообразие. В холодной северной части пролива биологическое лето никогда не наступет. Таким образом, изменение обилия зоопланктона и характера распространения видов в Девисовом проливе четко отражают сезонные гидрологические колебания.

Видовой состав и изменения планктона Девисова пролива в целом сходны с наблюдаемыми в северной части Норвежского

моря. Однако фауна Девисова пролива менее богата и разнообразна, что, по-видимому, отражает более длительные и суровые ледовые условия [1028]. Хансен [539] показал, что биомасса зоопланктона в верхнем 50-метровом слое в открытых водах южной части Норвежского моря увеличивается с ноября — декабря (когда она минимальна) до июня примерно в 30 раз. Хотя колебания связаны в основном с вертикальной миграцией и интенсивным размножением в весенне-летний период, определенную роль играют и водные массы. Например, в центральной части арктических — субарктических вод Восточно-Исландского течения и в несмешанных прибрежных водах биомасса низкая, а в смешанных атлантических и субарктических водах и вносимой атлантической водной массе — высокая.

Хансен проводит различие между атлантической водной массой, в которой доминирует Calanus finmarchicus, и смешанными водами с особой популяцией Восточно-Исландского течения, где калянусы имеют более крупные размеры и медленнее развиваются (возможно, среди них встречаются и Calanus glacialis). В атлантической водной массе видовое разнообразие выше, в ней обитает много таких копепод, как Eucalanus, Euchirella, Pleuromamma, Candacia, Rhincalanus и Euchaeta norvegica, хетогнат Sagitta elegans и S. serratodentata и других форм — Aglantha, Themisto gaudichaudi и Limacina retroversa. Отмечено сезонное изменение состава популяций в атлантической и смешанной водных массах. Если в июне основную долю популяции составлял Calanus, то в ноябре — декабре численность его уменьшалась и большее значение начал приобретать атлантический компонент популяции.

В более арктических водах, хотя все три обычные вида копепод — Calanus finmarchicus, Pseudocalanus minutus и Oithona similis — все еще присутствовали, общая их доля уменьшалась по мере усиления роли арктического компонента. Другие типично арктические виды, например Calanus hyperboreus, Metridia longa, Themisto libellula, Themisto abyssorum, Eukrohnia hamata, также встречались, однако по мере снижения роли Calanus finmarchicus возрастала роль Pseudocalanus minutus — вида, широко распространенного в арктических водах. В прибрежных неритических водах летом численность Calanus увеличивалась на фоне некоторого пика численности меропланктона, заметную роль играли и другие виды, такие как Temora longicornis и кладоцеры. Зимой численность Calanus уменьшалась, а доминировали неритические виды Acartia и Pseudocalanus elongatus. Летом Evadne отчасти проникали в более открытые воды Норвежского моря; зимой кладоцеры отсутствовали. Таким образом, в Норвежском море водные массы и течения во многом определяют сезонные изменения видового состава и обилия видов.

ПЛАНКТОННЫЕ ВИДЫ-ИНДИКАТОРЫ

Выше уже назывались планктонные животные, которые могут служить индикаторами присутствия определенных водных масс и течений. Работы Расселла [1188, 1192, 1194, 1195], в которых изло-

жены результаты изучения популяций зоопланктона в районе Плимута, оказали большое влияние на развитие исследований планктонных индикаторов. Наблюдателю, находящемуся у входа в Ла-Манш, вероятно, должно казаться, что воды, входящие в пролив из Атлантического океана, несут разнообразные океанические планктонные виды, часть которых (например, Thysanoessa, Aglantha, Meganyctiphanes и Clione limacina) приносится из бореальных районов, а другие (например, Agalma elegans и Sagitta serratodentata) — типичные обитатели теплых вод Гольфстрима. Совместная встречаемость обеих групп видов может свидетельствовать о том, что атлантические воды, достигающие Ла-Манша, являются смешанными. Исследования Расселла в районе Плимута показали, что такое смешение действительно может происходить. Однако в Ла-Манше встречается также меропланктонная медуза Cosmetira pilosella (рис. 8.1). Этот вид размножается не в самом Ла-Манше, а к юго-западу от Ирландии, однако он может попасть в пролив с атлантической водной массой из циркуляции у ирландских берегов. Во втекающей в пролив атлантической воде с некоторой примесью вод более прибрежного происхождения в большом количестве встречается Sagitta elegans.

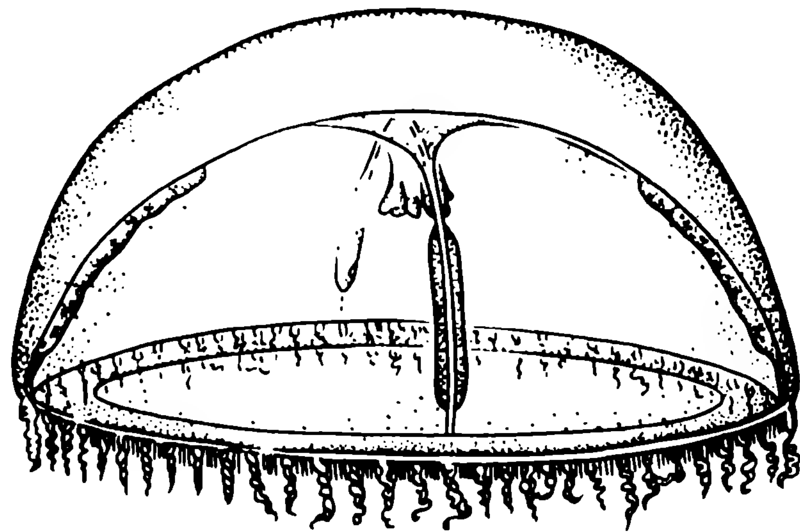


Рис. 8.1. Cosmetira pilosella [1196]

Время от времени у входа в Ла-Манш могут появляться сальпы и Doliolum, а так как ни один вид из них не является ни бореальным, ни арктическим (все североатлантические виды — субтропические или тропические), их присутствие указывает на приток теплой атлантической водной массы. Расселл назвал эту теплую водную массу, приносящую в район Плимута сальп и Doliolum, «юго-западной водой». Вместе с этими формами встречаются Muggiaea spp. (см. рис. 2.16), Physophora borealis, личинки Arachnactis, Lepas fasicularis, а иногда и такие тепловодные копеподы, как Euchaeta hebes и Rhincalanus.

Некоторые виды планктона являются типичными солоновато-водными формами (например, Eurytemora affinis), тогда как другие, хотя и не столь приуроченные к солоноватым водам (например, Acartia bifilosa и Oithona nana), обычно распространены в водах с достаточно низкой соленостью; типичным неритическим видом считается Centropages hamatus. Хотя большинство меропланктонных форм наиболее обильно в прибрежных районах, некоторые голопланктонные виды (помимо уже перечисленных копепод), например Sagitta setosa, приурочены к определенным неритическим водам. Следовательно, появление в неритических водах Ла-Манша некоторых видов планктонных животных, обычно распространенных в открытых водах океана, может свидетельствовать о заносе в пролив вод из отдаленных районов. Такие виды можно считать планктонными

индикаторами, т. е. планктонными организмами, по которым можно судить о путях переноса отдельных водных масс. Многие виды слишком широко распространены, чтобы быть видами-индикаторами; к ним относятся космополиты Pleurobrachia и Calanus finmarchicus*. Расселл [1192] указывает, что виды-индикаторы есть среди планктонных животных любой таксономической группы, однако чаще для выявления характера передвижения отдельной водной массы в море используют ассоциацию видов из разных таксонов. По Расселлу, вид-индикатор, чтобы им было удобно пользоваться, должен иметь достаточно крупный размер и четко отличаться от других видов.

Иногда экземпляры вида, вынесенные за пределы своей обычной области распространения, существуют в качестве вторичных составных частей планктона вместе со значительно более многочисленными аборигенными видами; в этом случае водную массу (например, в Северном море) можно считать смешанной. Однако, прежде чем принять любой вид за индикаторный, необходимо всесторонне исследовать местные условия. Иначе говоря, вид, который является истинным индикатором движения вод в одном районе, может не оказаться таковым в другом. Однако многие виды-индикаторы универсальны, хотя, например, такие формы, как Cyanea и Aurelia, можно считать типичными для прибрежных вод. Некоторые другие индикаторы можно использовать для очень большой акватории: например, если арктический вид Limacina helicina (см. рис. 2.46) встречается у побережья Новой Англии, к югу от Ирландии или у северо-западного побережья Европы, то он указывает на занос арктической водной массы. Достаточно хорошим индикатором арктической водной массы к северу от Британских островов служит также Calanus hyperboreus.

Вместе с тем Бигелоу [131] показал, что у северо-восточного побережья Америки, к северу от мыса Код, существует, по-видимому, небольшой локальный центр размножения Calanus hyperboreus, хотя большая часть популяции этого вида приносится арктическим течением, идущим весной на юг. Calanus hyperboreus встречается также в глубинных слоях некоторых норвежских фьордов. Следовательно, этот вид копепод непригоден в качестве индикатора арктической водной массы ни у берегов Норвегии, ни у северо-восточного побережья Америки. Другая арктическая форма — Metridia longa сходным образом распределена в заливе Мэн. Clione limacina обычно считают арктической формой, однако этот вид (или его разновидность) способен достаточно успешно существовать и в более умеренных частях Северной Атлантики. Таким образом, если он встречается в Ла-Манше, то может служить индикатором атлантической водной массы, но не занесенных арктических вод.

Теперь рассмотрим более подробно вопрос об использовании видов-индикаторов перемещения отдельных водных масс. Расселл показал, что водные массы западной части Ла-Манша у Плимута

---

* Calanus finmarchicus отнюдь не космополит и на севере ареала может служить надежным индикатором вод атлантического происхождения. — *Прим. ред.*

могут быть трех типов: 1) теплые воды юго-западной части пролива, или бискайские воды, характерными индикаторами которых служат сальпы, Doliolum, Muggiaea spp. и медуза Liriope exigua, вероятно, попадающая в эти воды при их перемещении вблизи побережья Франции; с током этих более южных вод могут заноситься и такие тепловодные животные, как Rhincalanus; 2) западные воды, приходящие из районов южнее Ирландии; 3) собственно воды пролива. Выделение двух последних водных масс было основано главным образом на анализе популяций Sagitta в районе Плимута (рис. 8.2).

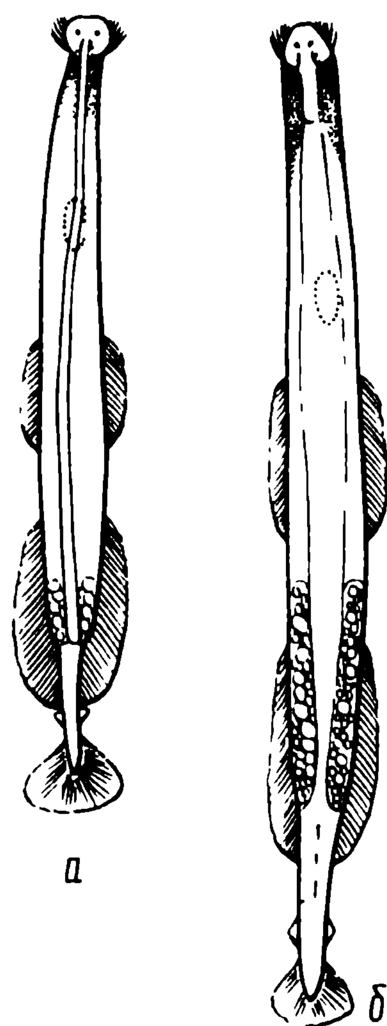


Рис. 8.2. Sagitta setosa (*а*) и Sagitta elegans (*б*) [437]

Расселл показал, что в ловах у Плимута до осени 1930 г. доминировала исключительно Sagitta elegans, но в дальнейшем в этом районе начала встречаться Sagitta setosa, а S. elegans стало очень мало. Возможно, оба вида конкурируют между собой в районе Плимута, однако Расселл наблюдал также, что медуза Cosmetira pilosella, распространенная в глубинных водах у юго-западного побережья Ирландии, всегда встречается на фоне крупных популяций Sagitta elegans, но не с Sagitta setosa. Кроме того, к югу от Ирландии численность S. elegans высока, а S. setosa там не встречается. Следовательно, когда западная или атлантическая водная масса, в которой обитают такие бореальные виды, как Aglantha, Clione limacina, Meganyctiphanes и Thysanoessa, а также медуза Cosmetira, омывала район Плимута, происходил занос Sagitta elegans. Вместе с тем, когда у Плимута встречались только мелкие популяции S. elegans, численность бореальных атлантических видов также была низкой. Совокупность бореальных видов указывает на значительный занос смешанной атлантической водной массы, для которой S. elegans столь характерна, что Расселл назвал эту водную массу водной массой «типа elegans». У Плимута одновременно с S. elegans иногда встречается океанический и несколько более тепловодный вид — S. serratodentata, что, вероятно, может свидетельствовать о заносе вод из более отдаленных районов Атлантического океана.

Расселл связал эти изменения с циклонической циркуляцией в Кельтском море и сделал вывод об обогащении вод биогенными веществами при апвеллинге над атлантическим склоном. При смешении этих океанических атлантических вод с более прибрежной водной массой создаются благоприятные условия для Sagitta elegans. Продукция зоопланктона в этой смешанной («типа elegans») воде очень высока, при интенсивном заносе в Ла-Манш с запада атлантической воды наблюдается высокая плотность таких типичных широко распространенных копепод, как Calanus, Centropages typicus, Paracalanus и Pseudocalanus. Эти четыре каляноидеи — обычные обитатели пролива и поэтому не могут служить индикаторами. Тем не менее их

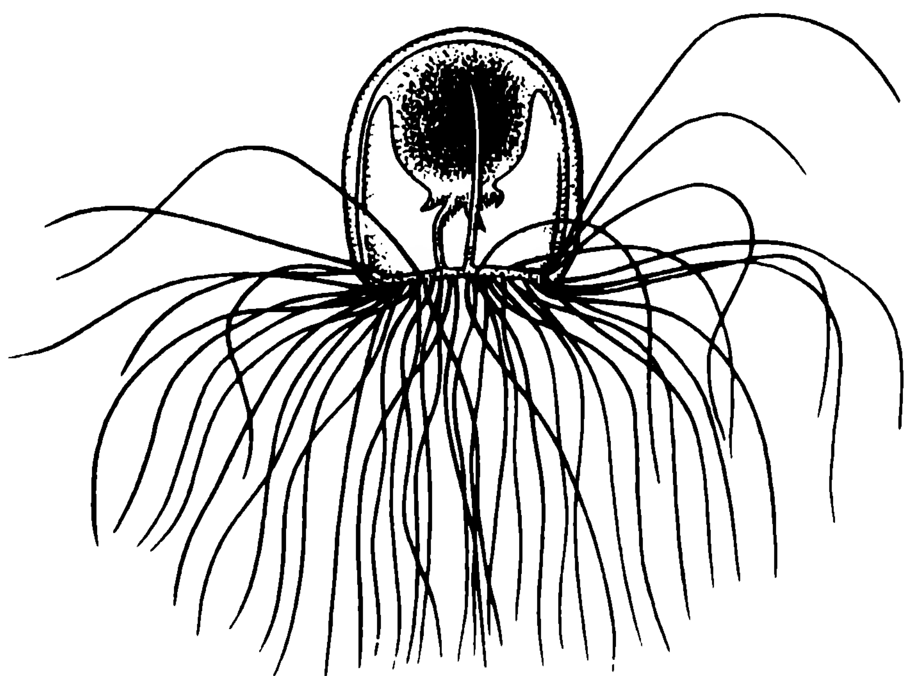


Рис. 8.3. Turritopsis nutricula [1195]

обилие очевидно. Помимо высокого содержания питательных веществ в приносимой воде «типа elegans», смешение водных масс положительно влияет на продукцию. Возможно, что при этом интенсифицируется поступление и других следовых веществ — стимуляторов роста.

Совершенно иная картина складывается у Плимута, когда доминирует Sagitta setosa. Концентрация фосфатов в воде в общем низкая, соленость также понижается до уровня, типичного для вод Ла-Манша. Воды типа ламаншских или «типа setosa» в целом бедны зоопланктоном. Вид S. setosa широко распространен в прибрежных водах (см. гл. 2). Когда у Плимута наблюдается вода «типа setosa», плотность зоопланктона в общем понижена, хотя отмечаются такие типичные широко распространенные копеподы, как Calanus, Pseudocalanus, Oithona, Centropages, Paracalanus, Temora и Acartia (а также кладоцеры Podon и Evadne), и иногда в большом количестве могут встречаться меропланктонные формы. Позднее Расселл [1195] предположил, что другим видом-индикатором ламаншских вод является медуза Turritopsis (рис. 8.3).

Для вод Бискайского залива также характерна очень низкая численность зоопланктона, однако когда Расселл проводил свои исследования, в воде содержалось так много зеленого хлопьевидного вещества, что опознать упомянутые три типа вод можно было и без детального микроскопического исследования. Временами направление течения юго-западных, в основном океанических, вод из Бискайского залива может меняться и они в значительной степени могут замещаться несколько более прибрежной водной массой пониженной солености, проникающей мимо острова Уэссан.

Расселл связал появление у Плимута вод «типа elegans» или «типа setosa» с интенсивностью потока воды из Ла-Манша в Северное море. Когда в результате циркуляции вод у Юго-Западной Ирландии оказывается достаточно много смешанной атлантической воды «типа elegans», то через пролив Па-де-Кале происходит более интенсивный вынос вод на восток. Активный перенос атлантических вод севернее Шотландии может сопровождаться некоторым уменьшением интенсивности течения через Па-де-Кале. В результате у Плимута начинают преобладать воды Ла-Манша, в которых доминирует Sagitta setosa. Иногда также при слабом переносе вод через Па-де-Кале к Плимуту может подсасываться юго-западная бискайская водная масса (рис. 8.4). Хотя исследование этих водных масс у Плимута представляет значительный интерес, его результаты не лишены и практического значения. Расселл (1930—1947) показал,

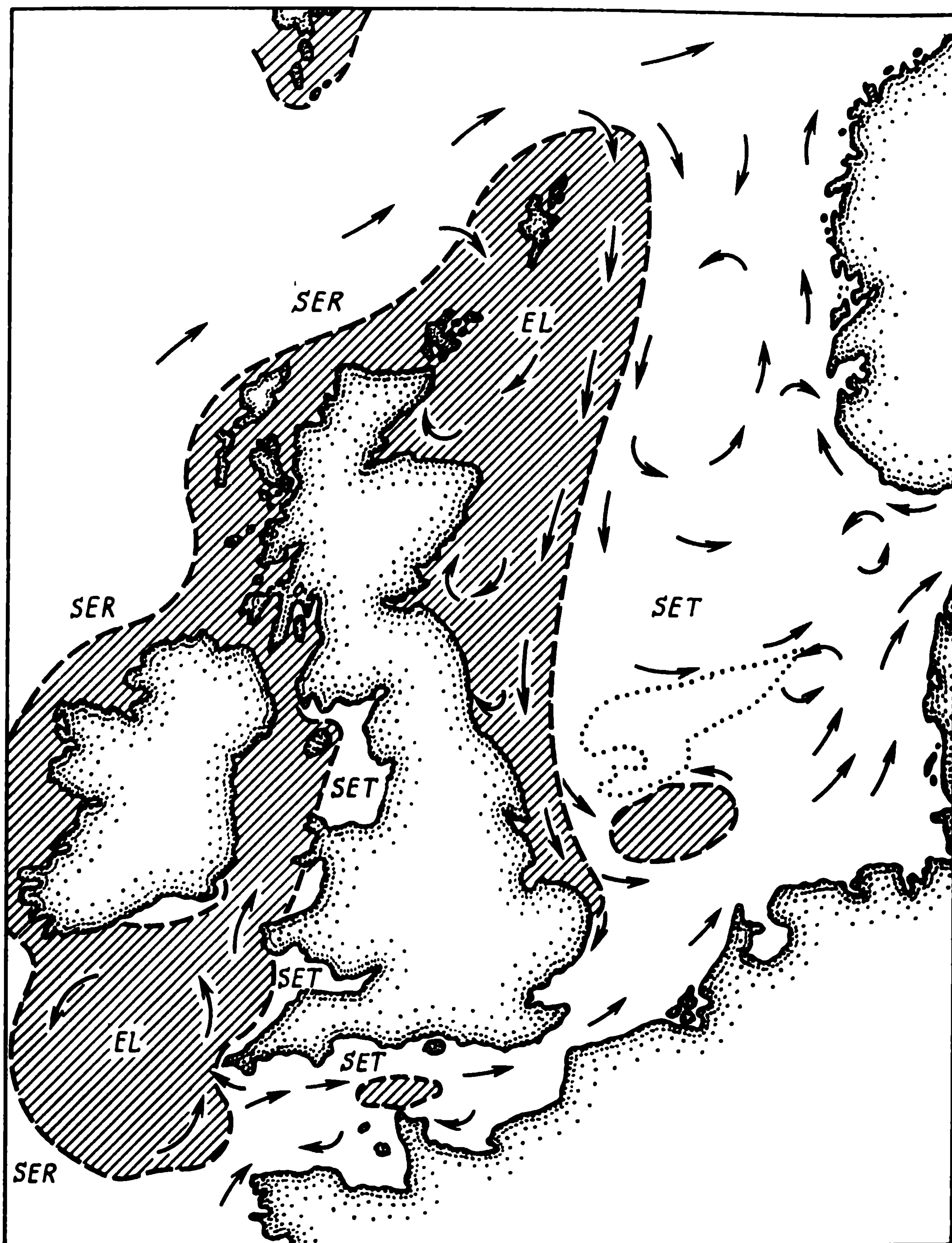


Рис. 8.4. Обобщенная схема распространения планктона вокруг Британских островов осенью при интенсивном вторжении в Северное море с севера атлантических вод. *SET* — Sagitta setosa; *EL* — S. elegans; *SER* — S. serratodentata [1195, упрощено]

что вместе с водной массой «типа S. elegans», богатой питательными веществами, у Плимута появлялось много молоди рыб, за исключением сельдевых. В этот период здесь также в большом количестве добывали зимнюю сельдь. Примерно до 1930 г. концентрация фосфатов была относительно высока — примерно 0,67 мкг PO_4—Р/л, но после этого года зимний максимум фосфатов снизился до 0,48 мкг PO_4—Р/л, численность молоди рыб резко уменьшилась, а вылов сельди прекратился (см. [274]).

Распределение видов-индикаторов в западной части Ла-Манша исследовал также Саусуорд [1281, 1282]. Изучая макропланктон, Саусуорд пришел к выводу, что в этом районе обитают северо-западные виды (например, Aglantha, Sagitta elegans), примерно эквивалентные формам, первоначально обозначенным как западные виды. Многие из них — это северные виды, приблизившиеся к южным границам ареала. Однако с мая по июль они стремятся расширить область своего распространения до входа в Ла-Манш. И наоборот, формы, которые могут быть названы юго-западными (например, Euchaeta hebes), в основном тепловодные, приблизившиеся к северным границам ареала. Хотя область их обилия находится юго-западнее острова Уэссан, с июля по январь наблюдается тенденция к расширению их ареала на район входа в пролив. Это движение связано, по-видимому, с циклоническим вихрем, образующимся у входа в пролив; по мере заноса водной массы с юго-запада начинают доминировать юго-западные формы, а северо-западные виды становятся многочисленными, когда при экспансии вихря вода пониженной солености отступает на юг.

Чередование у Плимута видов-индикаторов еще больше осложняется сменой поверхностных течений в западной части пролива от лета к зиме. Исследование Саусуорда показало, что изменения, наблюдавшиеся в предшествующие годы на подходах к проливу, могли быть следствием общего повышения температуры поверхностного слоя в этом районе, а следовательно, и смещения границ распространения некоторых видов-индикаторов. Сравнительные исследования планктона и содержания биогенных веществ, которые проводились у Плимута после войны, продемонстрировали, что примерно в конце 60-х гг. зимний максимум фосфатов заметно возрос наряду с увеличением обилия фитопланктона весной и повышением численности зоопланктона, в том числе видов, которые практически исчезли из сборов в 30-х гг. В этот же период увеличилась численность молоди костистых рыб и появились некоторые признаки возможного возвращения сельди [1203]. По некоторым данным, в этот же период снизилась интенсивность нереста европейской сардины — более южного вида рыб. Эти колебания могут быть связаны с гидрологическими изменениями, включая отступление бореального планктона к северу во время потепления и его возвращение на юг в период ухудшения климата. Как показано в т. 1, подобные колебания в экосистеме могут влиять на циркуляцию биогенных веществ.

Исследования видов-индикаторов, сходные с исследованиями Расселла, провел Фрейзер [434] у побережья Шотландии. Он показал, что в чисто океанических водах, подходящих к Шотландии, Sagitta elegans отсутствует. Этот вид не был обнаружен в Фарерском проливе, однако довольно часто встречался в заливах западного побережья и в проливе между островами и Шотландией. S. elegans очень обильна в северной части Северного моря, у восточной Шотландии. Ее распространение свидетельствует, что Sagitta elegans — вид, который процветает в смешанных океанических и прибрежных водах, как показано Расселлом для района Плимута. Фрейзер установил, что в

этой смешанной водной массе обитают атлантические виды, например Thysanoessa, Themisto и Aglantha, а также Calanus finmarchicus и Limacina retroversa. В ней также довольно много таких медуз, как Cosmetira и Laodicea, принесенных из более глубоководных прибрежных районов, а также других видов, например Neoturris и Bougainvillia, из более прибрежных районов Северной Шотландии. В этой смешанной водной массе, видимо, существуют благоприятные условия для размножения ракообразных, которыми питаются рыбы, и вообще весь зоопланктон в ней богаче. Фрейзер полагает, что процесс смешения, наблюдаемый на краю шельфа, приводит к значительному обогащению вод биогенными веществами, стимулирует рост фитопланктона, а следовательно, и продукции зоопланктона.

По наблюдениям Фрейзера, Северную Шотландию омывают водные массы разных типов. В океанической воде, поступающей из Атлантики, содержатся виды, часть которых можно считать типичными тепловодными океаническими формами. Sagitta arctica, Calanus hyperboreus и Metridia longa можно отнести к очень холодноводным формам — индикаторам заноса субарктических вод, к северу от Шотландских островов доля этих видов увеличивается. Pleuromamma robusta — атлантическая форма, а Sagitta maxima — другой холодноводный атлантический, но уже глубоководный вид. Вместе с тем наряду с такими типичными индикаторами теплых вод, как сальпы, долиолиды, Rhincalanus, Euchirella и Physophora, могут встречаться и тепловодные виды, например Sagitta hexaptera, и умеренно тепловодная Sagitta serratodentata. Таким образом, в приходящей атлантической океанической воде содержится смесь холодноводных и более тепловодных видов зоопланктона.

В ходе дальнейших исследований Фрейзер [436, 437] установил, что атлантический зоопланктон, особенно более тепловодная его часть, включает виды, вынесенные из Средиземного моря глубинным теплым течением. Одна из ветвей этого течения после выхода из Средиземного моря на глубине примерно 1250 м движется на север через Бискайский залив на глубине около 950 м. Затем она продолжает двигаться на север, к западным берегам Ирландии, на несколько меньших глубинах, причем границы распространения этого течения варьируют по годам. Фрейзер назвал фауну, модифицированную в результате включения глубоководных видов из района между Азорскими островами и Бискайским заливом, «лузитанской». В ее состав входят такие виды, как Pelagia noctiluca, Sagitta lyra, долиолиды, Vibilia spp., Lensia spp., Chuniphyes multidentata, Vogtia spp., Sapphirina spp., Praya cymbiformis и Rosacea plicata.

К западу от Шотландии этот глубинный теплый поток может выходить на поверхность в результате апвеллинга на континентальном склоне. Следовательно, «лузитанские» виды могут оказываться в атлантической водной массе, омывающей северное побережье Шотландии. «Лузитанские» воды тяготеют к южной части Фарерского пролива. Роль средиземноморских видов и тепловодного атлантического зоопланктона в лузитанской фауне в целом рассмотрена в гл. 2. Интенсивность потока лузитанских вод значительно колеблет-

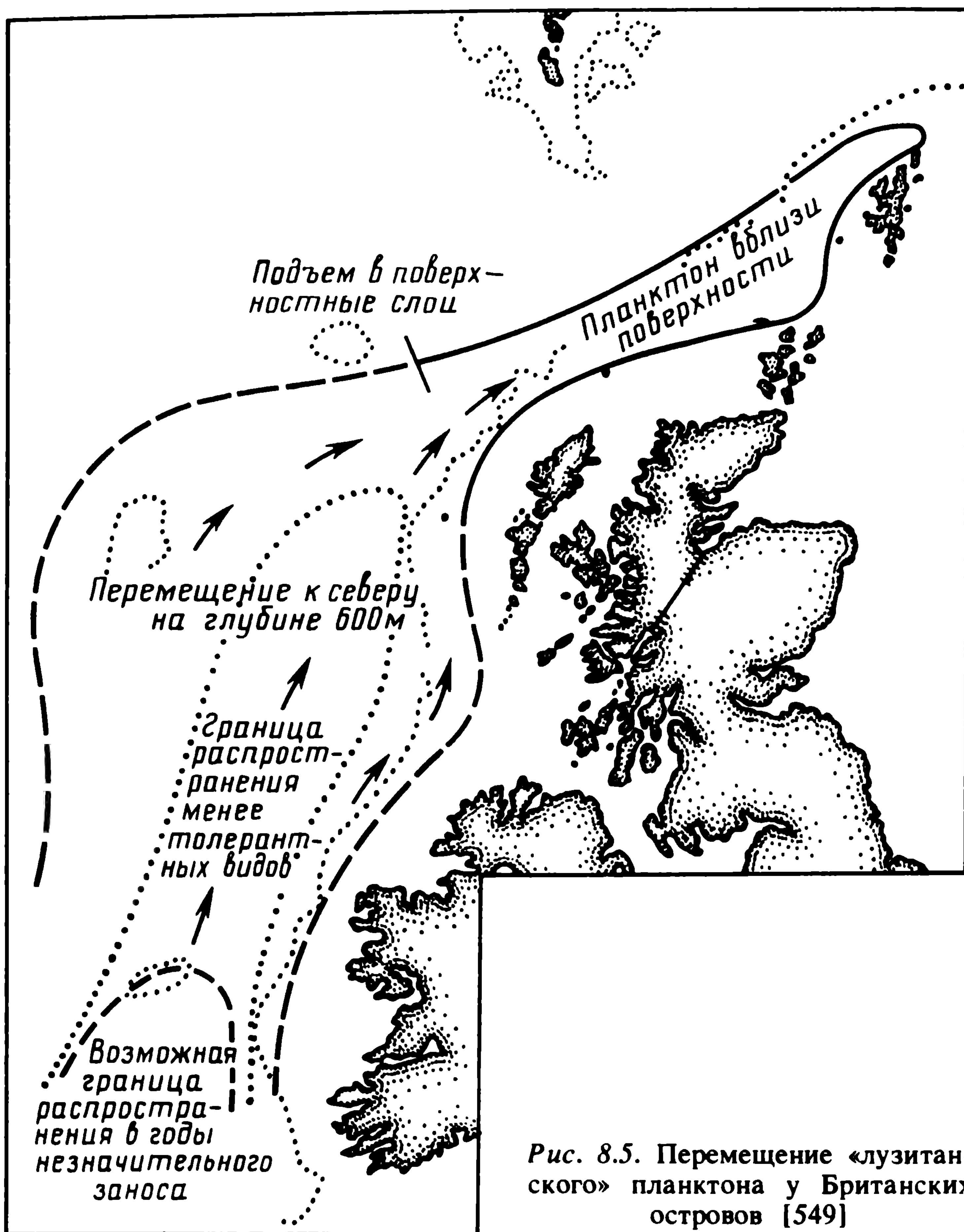


Рис. 8.5. Перемещение «лузитанского» планктона у Британских островов [549]

ся по годам; в некоторые годы они продвигаются лишь чуть дальше западного побережья Ирландии, а в годы интенсивного распространения они могут проходить между Шетландскими и Оркнейскими островами и достигать Северного моря (рис. 8.5). Но даже в годы интенсивного распространения лузитанская вода не заходит севернее Шетландских островов. В противоположность этому западная североатлантическая вода проникает таким путем на значительное расстояние в Северное море. В этой водной массе численность Calanus и других ракообразных значительно выше, кроме того, она характеризуется присутствием и других видов, например Clione limacina, Dimophyes arctica, Agalma elegans, Laodicea и Eukrohnia.

Однако есть несколько видов зоопланктона, которые часто встречаются и в лузитанской, и в атлантической воде, — Aglantha, Clio, Rhincalanus, Eucalanus, Thysanoessa longicaudata, Sagitta planctonis, в какой-то степени S. lyra и S. maxima. Когда атлантическая вода, кото-

рой примешано некоторое количество лузитанских вод, достигает Шотландии и островов у ее побережья, она трансформируется в смешанную водную массу «типа elegans». Другая водная масса североморского происхождения характеризуется присутствием Sagitta setosa. Как и в водной массе «типа setosa», в Ла-Манше популяция зоопланктона в ней относительно бедна, граница между богатыми «типа elegans» и бедными «типа setosa» водами выражена довольно отчетливо (см. рис. 8.4). Чем дальше атлантические воды, движущиеся вокруг северного побережья Шотландии, проникают в Северное море, тем больше отмирает экзотических видов, характерных для теплых атлантических и лузитанских вод. Между Фарерскими и Шетландскими островами может происходить вток более холодных вод с присущим им зоопланктоном, однако, по мере того как они все дальше проникают на юг в Северное море, эти холодноводные формы также погибают. Следовательно, при проникновении в Северное море фауна меняется относительно быстро, хотя в исключительных случаях, при интенсивном заносе, немногие исходно атлантические виды способны выживать и даже какое-то время размножаться, прежде чем погибнуть (например, бесполое размножение сальп) (см. гл. 2).

Фрейзер [440] разделил Северное море на восемь районов с резкими границами, положение которых меняется по сезонам, они населены разными планктонными сообществами. Помимо всего прочего, колебания определяются интенсивностью заноса вод в Северное море. Использовав возрастную структуру популяций Calanus finmarchicus и Sagitta elegans в районе Фладен-Граунд как показатель течений в Северном море, Ракуса-Сущевский [1088] выделил в нем три разные водные массы. Однако Фрейзер [441] указывает на важность даже незначительных различий в характеристиках водных масс для определения успешности существования вида. Вид может быть толерантным к условиям среды, но пищевые объекты, не обладающие такой толерантностью, могут оказаться лимитирующим фактором. Значительно важнее других физических и химических характеристик воды может быть суммарное содержание в ней органического вещества, связанное также и с ее биологической историей.

Фрейзер иллюстрирует сложность проблемы выживания вида за пределами обычного ареала на примере втока воды в Северное море в разные годы. В 1947 г. отмечено максимальное проникновение Dolioletta gegenbauri, а в 1955 г. доминировала и была шире распространена Salpa fusiformis. Оба вида обычны и широко распространены в Северо-Восточной Атлантике и достаточно толерантны, хотя зимой в Северном море погибают. Вероятно, качество воды в эти два года достаточно различалось, что и обусловило процветание одного из вселенцев. Еще поразительнее следующее наблюдение Фрейзера: некоторые экзотические сифонофоры, обычно распространенные южнее как «лузитанские» виды, при отмеченном в 1947 г. интенсивном втоке вод в Северное море вообще не проникали туда, хотя успешно существовали там в 1953 и 1954 гг. и встречались почти ежегодно вплоть до 1964 или 1965 г., когда наметились признаки их отступ-

ления. Следовательно, их выживание, вероятно, зависело не только от притока вод, особенно если учесть, что объем лузитанских вод мал по сравнению с объемом вод, вносимых с запада из Северной Атлантики. Фрейзер [440] перечисляет некоторые виды, характерные для каждого из районов Северного моря, а также океанические виды, проникающие со стороны Северной Шотландии.

Сходным образом были идентифицированы виды зоопланктона, вносимые в западную часть Балтийского моря с потоком воды из Северного моря, и виды северной части Северного моря, приносимые из его южных или центральных районов. Однако время от времени многие виды из разных сообществ можно обнаружить в любом районе, при этом виды могут быть использованы как индикаторы только при условии, что соседние сообщества сильно различаются. Фрейзер предложил следующую классификацию видов-индикаторов: 1) организмы, переносимые течениями; пополнение отсутствует; 2) организмы, процветающие только в смешанных водах и указывающие таким образом на занос вод смешанного происхождения или ведущий к перемешиванию водной массы. Эти виды могут существовать, хотя и в небольшом количестве, в условиях, отличных от идеальных, так что их пополнение не полностью зависит от заноса извне; 3) планктонные личинки сидячих животных, переносимые в районы, где взрослые особи не обнаружены.

Численность видов-индикаторов зависит от нескольких факторов, в том числе от объема втока воды, дистанции переноса и времени, в течение которого параметры среды могли измениться. Очевидно, что при большом объеме и незначительных изменениях условий среды виды могут продолжать активно размножаться даже после переноса на большое расстояние. Численность экзотических видов также, вероятно, зависит от исходной плотности зоопланктона и от того, происходит ли по пути их размножение. Фрейзер указывает, однако, что с увеличением дистанции численность, как правило, прогрессивно уменьшается, так что динамику численности вида-индикатора иногда можно использовать для определения характера заноса вод, например интенсивности заноса вод в Северное море с севера.

По мнению Бриггса [185], изучавшего возможности использования планктонных видов-индикаторов для идентификации водных масс, доказательства, что каждая водная масса — особый биотоп с характерным сообществом организмов, довольно неубедительны. Очень немногие виды, даже из таксонов, признанных подходящими для идентификации вод, могут действительно быть индикаторами. Большинство исследователей понимают необходимость весьма критического подхода к отдельным видам-индикаторам. Фрейзер [440] утверждает, что отдельные индикаторы могут оказаться ненадежными, и для идентификации водной массы рекомендуют использовать большое число видов, а лучше всего — сообщество видов. Ниже мы обсудим значение использования количественных соотношений между видами.

Фрейзер указал также на опасность использования в качестве индикаторов редких видов, адаптированных к местным условиям, на-

пример Apolemia и Pneumodermopsis в Северном море. Купер и Форсайт [273] установили, что Pneumodermopsis paucidens умеренно обилен в сравнительно мелких водах континентального шельфа Европы и Америки. С 1956 по 1958 г. этот вид полностью отсутствовал восточнее линии Исландия — Шотландия, хотя обычен у атлантического побережья Ирландии. В 1960 и 1961 гг. ситуация заметно изменилась — распространение вида расширилось; у Ирландии его численность понизилась, а в северной и центральной частях Северного моря, где раньше P. paucidens не встречался, он стал сравнительно обилен. Более того, сезон его обилия в эти годы удлинился. Численность крылоногого моллюска Clione limacina, встречавшегося в 1948—1952 гг. в глубоководных районах Атлантического океана, над шельфом и на севере Северного моря, также впоследствии снизилась в океанических водах, а в 1956—1959 гг. его распространение было ограничено водами континентального шельфа и северной частью Северного моря. Такая перемена, хотя и несколько сходная с описанной для Pneumodermopsis paucidens, наблюдалась, однако, в иной период времени. Хотя флуктуации распространения Pneumodermopsis частично могли быть обусловлены гидрологическими изменениями, этот вид смог приспособиться к небольшим изменениям среды. Очевидно, что его нельзя использовать в качестве индикатора заносимой в Северное море атлантической воды.

Фрейзер [440] подчеркнул значение хетогнат как видов-индикаторов (см. также [211]). Некоторые таксоны мало используются, возможно, из-за наличия трудно различимых рас и подвидов. Сравнительно быстрая адаптация видов-индикаторов к условиям среды также затрудняет их использование. Несмотря на то что немногие сифонофоры ограничены отдельными водными массами (например, Muggiaea atlantica и M. kochi обитают в более неритических водах), по мнению Альвариньо [24], большинство тепловодных сифонофор распространено очень широко. Маргулис [833] присоединяется к этому мнению и считает, что их распространение может быть связано со сфецификой водных масс, особенно в Атлантике. Она предложила разделить тропические и субтропические атлантические формы по степени проникновения в холодные высокие широты на три группы. Подробно этот вопрос рассмотрен в гл. 2. Хотя точные физико-химические характеристики водных масс не определялись, Маргулис полагает, что продуктивность водной массы наряду с гидрологическими условиями может влиять на характер распространения видов.

Пью [1081, 1087], обсуждая распределение сифонофор, обращает большое внимание на значение группировок видов и относительное содержание различных форм, чем на присутствие видов индикаторов. Хотя, как показала Альвариньо [22], на распределение сифонофор большое влияние может оказывать глубина положения определенных изотерм, между планктонной фауной и физико-химическими особенностями водной массы могут существовать и более сложные зависимости. Пью [1081] изучил 19 видов сифонофор из косых ловов планктона в Атлантическом океане на разрезе примерно по 32° с. ш.

Факторный анализ показал, что численность 13 видов отчетливо изменяется с востока на запад; это может быть связано с присутствием разных водных масс в Саргассовом море и восточной части Северной Атлантики. Самый обычный вид — Eudoxoides mitra — встречался во всех пробах, но максимума достигал на западе; второй по численности вид сифонофор — Chelophyes appendiculata — достигал максимума на востоке. Таким образом, хотя многие виды сифонофор — космополиты или по крайней мере широко распространены, в распределении сифонофор прослеживаются тренды и ассоциации групп видов. Согласно Пью, к «западным» видам относятся Lensia conoidea, Eudoxoides spiralis, Diphyes bojani и Eudoxoides mitra; к «восточным» — Lensia multicristata, Vogita spinosa и Clausophyes ovata; последний вид обитает несколько глубже (примерно на 800 м).

В дальнейшем Пью [1081] исследовал вертикальное распределение видов в широтных зонах и водных массах. Как показал многомерный статистический анализ, помимо двух основных сообществ сифонофор (в Саргассовом море и в восточной части Северной Атлантики), существуют фаунистические зоны. Их фауна складывается из определенных видов, характеризующихся скорее относительным количественным обилием, чем принадлежностью к какой-либо фаунистической группировке. Часто какой-либо вид встречается более чем в одной зоне, но ассоциирован с другими видами и в иных количественных соотношениях. Фаунистические зоны часто можно идентифицировать с водными массами, однако при этом очень важный фактор — глубина положения водной массы в столбе воды. На одной станции на разных глубинах могут быть различные водные массы и, следовательно, несколько фаунистических зон.

Эти результаты во многом сравнимы с полученными Эйнджелом и Фэшэмом [31, 393] для фауны остракод Северной Атлантики. В задачу исследования входило изучение не только горизонтального распространения, но и вертикального распределения водных масс и фаунистических группировок. Фаунистические зоны, выделенные на основании численности видов, рассматривались в сочетании с водными массами. Зоны соотносились также с T—S-диаграммами, чтобы с их помощью идентифицировать составляющие водные массы (североатлантическую центральную, южноатлантическую центральную, антарктическую промежуточную, североатлантическую глубинную и средиземноморскую). Эйнджел и Фэшэм также подчеркивают, что на любой станции границы разных фаун могут проходить на различных глубинах. Хотя некоторые водные массы имеют собственное сообщество видов, не для каждой водной массы это справедливо, зато некоторые из них могут быть фаунистически подразделены, например североатлантическая центральная водная масса делится на северную и южную зоны. Очень немногие виды остракод приурочены только к одной зоне. Что касается значения полученных данных для идентификации видов-индикаторов, то им, по-видимому, может быть лишь один вид — Conchoecia macromma, поскольку он приурочен к одной зоне или водной массе; но Conchoecia oblonga приближается к статусу индикатора, поскольку она обильна только в одной зоне. Фэшэм и Эйнджел [31]

считают, что виды-индикаторы, по крайней мере среди остракод, — редкое явление (см. [185]). Хогенсон [525] указывает, что при отнесении видов к определенной водной массе необходимо обращать внимание на их способность совершать суточные вертикальные миграции. Многие виды птеропод Карибского моря днем обитают в подповерхностной субтропической водной массе, а ночью поднимаются в поверхностную тропическую водную массу (см. гл. 5).

Имеется ряд указаний, особенно в работах Крампа и Расселла, на возможность использования определенных видов гидромедуз для характеристики водных масс. Позднее Ваннуччи и Навас [1379] показали, как можно использовать гидромедуз из сборов Международной индоокеанской экспедиции для анализа распространения вод. Почти половина собранных медуз относилась к широко распространенным эпипланктонным тепловодным океаническим трахимедузам, особенно Liriope tetraphylla и Aglaura hemistoma. Однако фауны Бенгальского залива и Аравийского моря четко различались, поскольку для Бенгальского залива характерны пониженная из-за стока крупных речных систем соленость вод и более высокая численность неритических видов. В Бенгальском заливе зарегистрировано значительное количество медуз-лептолин, все виды которых, как считается, имеют донную стадию гидрополипа, но относительно продолжительную медузоидную стадию, что способствует их выносу в открытые воды. Помимо Liriope, очень обильны трахимедузы Aglaura hemistoma и Rhopalonema velatum; кроме того, для этих вод характерна и наркомедуза Cunina tenella — эвригалинный и эвритермный вид, толерантный к низкому содержанию кислорода. Для Аравийского моря были характерны Aglaura hemistoma и наркомедуза Solmundella bitentaculata.

В индоокеанской центральной водной массе с несколько пониженными по сравнению с поверхностными водами Аравийского моря температурой и соленостью отмечено много видов, часто встречающихся в подповерхностных водах Аравийского моря, а доминировали обычно широко распространенные виды более прохладных вод. Для районов апвеллинга типичной была Ectopleura sacculifera. Некоторые виды обитают в более глубоких слоях и, хотя диапазон их вертикального распределения значителен и охватывает глубинные и промежуточные слои и они преимущественно обитают в холодных водах, их можно считать достаточно эвритермными. Другие виды более или менее приурочены к слоям с низкой температурой. Некоторые медузы способны переносить очень значительное уменьшение концентрации кислорода. Так, Aegina citrea и Aeginura grimaldii — стеногалинные, но достаточно эвритермные виды. A. citrea встречается в основном в более холодных водах, а A. grimaldii — в холодных глубинных слоях. Оба вида, особенно A. grimaldii, весьма толерантны к снижению концентрации кислорода. Если такие виды, как Amphogona apicata, не являются по происхождению антарктическими и обычно встречаются на границе антарктической промежуточной и индоокеанской центральной водных масс, то многие глубоководные медузы считаются антарктическими формами и попадают в Индийский океан главным образом с антарктической промежуточной водой. К ним относятся Botrynema

brucei, Halicreas minimum, Colobonema sericeum, Crossota alba, C. brunnea и Euphysora furcata. Ваннуччи и Навас [1379] указывают, что последний вид в Индийском океане может служить надежным индикатором антарктической промежуточной или антарктической глубинной водной массы; численность медуз увеличивается вблизи Антарктической конвергенции в слое 500—1000 м. Euphysora annulata, наоборот, ограничена теплыми поверхностными слоями с их узким диапазоном колебаний температуры и солености, а Euphysora bigelowi — более широко распределенный умеренно тепловодный вид.

К видам, которые считаются иммигрантами из Средиземного в Аравийское море, относятся антомедузы Koellikerina fasciculata и, возможно, Bougainvillia maniculata. Aequoria и некоторые виды рода Koellikerina (K. constricta, K. elegans, K. multicirrata, K. octonemalis) толерантны к низкой солености, а последний — и к низкому содержанию кислорода.

Однако при рассмотрении планктонной фауны водных масс необходимо учитывать сообщества, а не только представителей одного таксона. Первые исследования планктонных сообществ были проведены в Ла-Манше и Северном море.

ЗООПЛАНКТОН СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ

Еще один регион, в котором водные массы и их циркуляция хорошо изучены и для которого подробно описано распространение некоторых таксонов, — Северная Пацифика. Общее распространение основных водных масс (см. т. 1) указывает на присутствие широкой зоны субарктических вод, совершающих циклоническую циркуляцию и отделенных от теплых центральных тихоокеанских вод переходной зоной, проходящей приблизительно по 45—40° с. ш.; у западного побережья Северной Америки она продолжается в виде Калифорнийского течения. Центральные преимущественно субтропические воды совершают антициклоническую циркуляцию и делятся на восточную и более крупную западную центральную водную массу. Тропические воды расположены к северу и югу от экватора и образуют экваториальную водную массу. В этом регионе перенос вод происходит главным образом с востока на запад. Изложенное выше относится в основном к поверхностным или приповерхностным слоям, до глубины 200 м или более.

Помимо очевидных различий в объеме зоопланктона (очень высокая биомасса при низком числе видов в субарктических водах, очень большое число видов и столь же низкая биомасса в центральных (субтропических) круговоротах и несколько более высокие биомасса и число видов в экваториальной зоне), для разных водных масс характерны определенные виды [660, 1138]. Однако отдельные виды распространены шире, например некоторые «тепловодные» виды населяют центральные и экваториальные воды. Для определения видовых границ необходимо установить, что в исследуемом районе вид активно размножается. Ранние стадии планктонных видов открытого океана часто менее толерантны к изменению условий среды при попадании в другую водную массу. Неритические формы, хотя их часто считают

несколько более толерантными, чем океанические, также могут оказаться неспособными образовывать размножающиеся популяции.

Из основных водных масс вся субарктическая вода характеризуется весьма специфической фауной, которая частично проникает в воды Калифорнийского течения (см. гл. 2). Эвфаузиида Euphausia pacifica — характерный вид, Sagitta elegans имеет в целом сходное распространение (ср. Северную Атлантику). Для тихоокеанских субарктических вод типичны также такие широко распространенные копеподы, как Calanus cristatus, Calanus plumchrus и Eucalanus bungii bungii, хотя в западной части Тихого океана С. plumchrus под влиянием холодного течения Оясио проникает в несколько более глубоких слоях по крайней мере до 35° с. ш. Кос [704] описала отдельные субпопуляции этого политипического вида, населяющего разные водные массы (см. гл. 2). Хорошо изучен факт распространения к югу в глубинных слоях таких форм, как Calanus plumchrus, Sagitta elegans, и некоторых других субарктических видов (например, Calanus cristatus) [856, 989—991].

На стыке течений Куросио и Оясио у берегов Японии характер распространения видов усложняется. В холодных водах севернее основной струи Куросио у Японии обильны бореальные копеподы Calanus pacificus, Calanus plumchrus и хетогнаты Sagitta elegans, а южнее течения отмечены тепловодные копеподы (например, Calanus minor, Undinula darwini) и хетогнаты (Sagitta hexaptera, S. enflata). Вместе с тем в некоторых районах эти тепловодные виды могут встречаться севернее течения [937]. Холодные воды течения Оясио, по-видимому, могут окружать отдельные участки вод Куросио (ср. ринги Гольфстрима и их фауну в Северной Атлантике — т. 1). Граница распространения тепловодных видов сдвигается к северу и летом из-за изменения положения Куросио; зимой она возвращается на юг.

С потоком вод Куросио, особенно вдоль северной его границы, неритический планктон, в том числе и меропланктон, выносится на значительное расстояние к востоку от берегов Японии. Мотода и Марумо приводят список планктонных видов и разных таксонов, которые могут служить индикаторами вод Куросио. Фурухаси [457] перечисляет копепод с разных глубин в водах Куросио и Оясио; по его мнению, присутствие в глубинных водах Куросио холодноводных копепод указывает на их недавний занос из зоны Оясио, но живут они там не дольше обычного. Хида [602] также обращает внимание на сравнительно резкий перепад от субарктической к переходной зоне в центре западной части Тихого океана по сравнению с более постепенным изменением на самом западе океана. В качестве примера видов, обильных в субарктической зоне, в дополнение к уже перечисленным видам копепод и эвфаузиид, достигающим высокой численности в этой водной массе, он приводит Limacina helicina, Sagitta elegans и Eukrohnia hamata. Хида подчеркивает, что для этой зоны характерны высокая биомасса зоопланктона и низкое видовое разнообразие.

В более северных арктическо-субарктических водах, как и в нанаиболее холодных районах Северной Атлантики, распространен Calanus glacialis, а в северо-восточной части Северной Пацифики обита-

ет Calanus marshallae [446] (см. гл. 2). Limacina helicina и два вида эвфаузиид с более северным, чем у широко распространенной Euphausia pacifica, распространением — Thysanoessa longipes (форма с шипом и без шипа) и Thysanoessa inermis с еще более ограниченным северным распространением также представляют фауну Субарктики (см. гл. 2). Боуман [181] считает Parathemisto pacifica индикатором холодной распресненной субарктической водной массы, по характеру распространения он несколько напоминает Euphausia pacifica (см. гл. 2).

Круговороты в восточной и западной частях Северной Пацифики разграничивают водные массы, это связано с частичным разделением планктонных популяций центральных тихоокеанских вод («субтропических вод») на западные и восточные, они отделены также от экваториальной тихоокеанской водной массы. Бринтон [187] и другие исследовали зависимость распространения эвфаузиид от этих водных масс (табл. 8.1). Популяции в Северной Атлантике, хотя и в меньшей степени, также могут быть связаны с круговоротами. Хори и др. [566] отмечали, что изолированные пятна характерного для переходной зоны относительно холодноводного вида Nematoscelis megalops в Саргассовом море связаны с холодными рингами Гольфстрима.

В переходной зоне происходит значительный перенос воды на восток; перенос эпипланктонных вод связан и с Калифорнийским течением, текущим в основном на юг. Пока еще не совсем ясно, каким образом популяции зоопланктона удерживаются в своем ареале. Некоторые виды, обитающие в подповерхностных слоях, хотя и совершают вертикальные миграции, редко достигают поверхности и тем самым избегают значительного выноса. У других видов по крайней мере часть запаса сохраняется в глубинной водной массе в сезон, когда размножение происходит менее интенсивно. По-видимому, существуют настоящие эндемики этого типа вод, а также виды, плотность которых там выше, чем в соседних водных массах.

Таким образом, можно ожидать, что в Калифорнийском течении должны встречаться субарктические виды, формы из субтропического круговорота центральных вод и даже отдельные виды низких широт, занесенные противотечением, как и отдельные эндемичные прибрежные виды. Некоторые виды составляют размножающиеся независимые популяции, популяции других — зависимые и могут поддерживаться исключительно благодаря притоку особей извне, размножение третьих возможно, но лишь в ограниченных масштабах. Фауна этого района включает Sagitta scrippsae, которая обитает в Аляскинском круговороте и Калифорнийском течении, где плотность этого вида по мере переноса на юг уменьшается, а глубина увеличивается. Альвариньо [21] считает его особенно хорошим индикатором вод течения; динамика численности популяции вдоль побережья Калифорнии отражает сезонные и годовые изменения интенсивности течения.

Nematoscelis difficilis — также типичный представитель фауны. Согласно Гопалакришнану [498], граница его ареала в Северной Пацифике проходит примерно по 35—45° с. ш., а с водами Калифор-

Таблица 8.1. Распространение некоторых типичных видов эвфаузиид в Тихом океане [187]

Вид	Глубина, м
Субарктические эпипелагические	
Thysanoessa raschii	0—280
T. inermis	
T. spinifera	
T. longipes	
Euphausia pacifica	
Эпипелагические переходной зоны	
Nematoscelis difficilis N.	0—280
N. megalops S.	
Euphausia pacifica	
Thysanoessa gregaria N, S	0—700
Thysanopoda acutifrons	
Эпипелагические центральные	
Thysanopoda obtusifrons	0—700
T. aequalis, T. subaequalis	
Euphausia brevis	
E. mutica	
E. recurva 20°—42° с. ш., ю. ш	
E. hemigibba (Северная Пацифика)	
E. gibba (Южная Пацифика)	
Nematoscelis atlantica	
N. microps	
Stylocheiron carinatum	
S. abbreviatum	
S. suhmii	
S. affine «центральная форма»	
Nematobrachion flexipes	
Эпипелагические экваториальные	
Euphausia tenera	0—280
E. distinguenda	
Stylocheiron microphthalma	
Thysanopoda tricuspidata	0—700
Euphausia diomediae	
E. eximia	
E. lamelligera	
E. fallax	
Nematoscelis gracilis	
Stylocheiron affine	
«Западно-экваториальная форма»	
«Восточно-экваториальная форма»	
«Индо-Австралийская форма»	
Мезопелагические центрально-экваториальные	
S. elongatum	140—1000
Thysanopoda pectinata	
T. orientalis	
T. monacantha	
Nematoscelis tenella	
Nematobrachion boopis	
Мезопелагические центральные	
Nematobrachion sexspinosus	280—1000
Stylocheiron robustum	
Thysanopoda cristata	

нийского течения он распространяется к югу примерно до 20° с. ш. Thysanoessa gregaria распространена сходным образом, но этот вид встречается и в переходных водах субантарктической зоны. Другими характерными видами являются Limacina inflata и Calanus pacificus. Хида [602] считает, что численность Limacina inflata в водах переходной зоны повышена; важную роль в этой зоне играет и Euclio balantium, а Peraclis apicifulva приурочен к ней. По мнению Бродского [193], Calanus pacificus включает три подвида, из которых C. pacificus pacificus приурочен в основном к побережью Орегона и Калифорнии. Поскольку он представлен активно размножающейся популяцией, вероятно, существуют какие-то механизмы (например, сезонные миграции в глубинные слои), которые удерживают его у побережья (см. гл. 3).

Петерсон и др. [1044] обнаружили высокую численность зоопланктона в слое 0—20 м в водах апвеллинга у Орегона на расстоянии до 20 км от берега. Acartia clausi и Centropages abdominalis обитают в прибрежье не далее 5 км от берега, а Pseudocalanus sp. распространен в зоне, удаленной от берега до 15 км, однако на нерест возвращается в пятикилометровую прибрежную зону. Acartia longiremis и старшие копеподитные стадии Calanus marshallae часто отмечаются вдали от берега в слое 15—20 м, где высока плотность фитопланктона, однако самки мигрируют для размножения в мелководную прибрежную зону; науплии и ранние копеподитные стадии встречаются в пределах пятикилометровой зоны. Возможно, вертикальные онтогенетические миграции позволяют этим животным возвращаться с течениями в зону апвеллинга. Рейд и др. [1138], наоборот, считают, что Eucalanus californicus — вид переходной зоны, по распространению сходный с Thysanoessa gregaria, образует в Японском море особую популяцию, которая может служить источником пополнения популяции переходной зоны.

Таким образом, характер размножения и колебания численности могут быть непосредственно связаны с распространением. По Альвариньо [24], сифонофора Muggiaea atlantica распространена вдоль переходной зоны и круглогодично встречается в водах Калифорнийского течения. Однако центр размножения этого вида, возможно, находится далеко на западе Тихого океана и он может переноситься восточным течением. Таким образом части популяции таких видов удается вернуться с течениями, идущими в западном направлении (возможно, на больших глубинах и в более южных широтах), остается невыясненным. Вместе с тем Альвариньо сообщает о другой сифонофоре, обитающей в умеренных широтах, — Chelophyes appendiculata, которая круглогодично встречается и более или менее непрерывно размножается в водах Калифорнийского течения, у Ла-Хольи. Однако во время заноса в этот район теплых вод течения Девидсона Ch. appendiculata сменяется тепловодной Ch. contorta; следовательно, этот вид можно считать видом-индикатором.

Для субтропических или центральных вод типичны Euphausia brevis и Nematoscelis atlantica (оба вида отмечены также в субтропических водах Южной Пацифики) наряду с Euphausia hemigibba,

встречающейся на северо-востоке. Рейд и др. [1178] называют также копеподу Clausocalanus lividus, распространенную в субтропических водах к северу и югу от экватора. По мнению Шермана [1238], некоторые понтеллиды характерны для определенных водных масс Северной Пацифики. L. acutifrons и L. detruncata приурочены к центральной северотихоокеанской водной массе и могут служить ее индикаторами летом, например в Гавайском районе. Pontella tenuiremis и Pontellina plumata также встречаются главным образом в этой водной массе, однако в небольших количествах проникают в смешанные экваториальные и центральные воды. Зимой при сужении переходной зоны между центральными и экваториальными тихоокеанскими водами ареал L. acutifrons и L. detruncata расширяется. Хида [602] сообщает о большом видовом разнообразии и низкой биомассе в субтропической зоне. Однако положение их северной границы с переходной зоной меняется по сезонам, эти изменения зависят от географической долготы. Хида считает Pterosagitta draco очень хорошим индикатором субтропических вод; эта хетогната часто встречается наряду с Sagitta serratodentata и S. hexaptera, которые проникают в воды переходной зоны лишь в ограниченном количестве. Вместе с тем наиболее характерна для смешанных вод переходной зоны Sagitta minima; в этих водах встречается и S. lyra. Хида обнаружил также, что в субтропической зоне сравнительно обилен .и Creseis acicula, хотя его численность отчетливо снижается по направлению к переходной зоне. В обоих регионах более или менее одинаково часто встречается Cavolinia inflexa.

По мнению Биери [127], для центральных северотихоокеанских вод характерна Sagitta pseudoserratodentata, однако в экваториальных водах ее, по-видимому, нет. Sagitta bipunctata встречается к северу и к югу от экватора, но в экваториальной зоне очень редка. Однако Биери называет нескольких хетогнат, которые встречаются и в экваториальной, и в центральной тихоокеанской водных массах (например, Sagitta enflata, S. hexaptera, S. pacifica и Pterosagitta draco). S. robusta, S. regularis u S. ferox также населяют экваториальные и западную часть центральных вод, однако стремятся избегать восточной части центральных вод Тихого океана.

Три вида хетогнат — S. bedoti, S. neglecta и S. pulchra — отсутствуют в обширной центральной части экваториальной Пацифики, но встречаются в западной ее части (Юго-Восточная Азия, Индонезия, Австралия) и у побережья Центральной Америки. Хотя популяции этих видов чаще обитают вблизи материка, Биери указывает, что такое «прибрежное» влияние ощущается даже в сотнях километров от берега. Исключение составляет экваториальная хетогната Sagitta pseudoserratodentata, которая, по-видимому, не проникает в крайнюю западную часть Тихого океана. Экологические условия в западном секторе позволяют существовать в экваториальной зоне размножающейся популяции. То же самое свойственно, по-видимому, и эвфаузииде Stylocheiron abbreviatum. Thysanopoda aequalis встречается в несколько более продуктивной восточной части центральных вод, но менее обильна в центральной части океана. Thysanopoda subaequalis населяет воды западной части Тихого океана. К другим видам зоо-

планктона, ограниченным тихоокеанскими субтропическими круговоротами, относятся птероподы Limacina lesueurii, Styliola subula и Cavolinia inflexa (ср. [525]).

Среди копепод экваториальной зоны Тихого океана велика роль видов рода Pontellina — типичных обитателей поверхности моря. Флеминджер и Хюльземан [416] указывают, что P. sobrina, строго приуроченная к восточной части океана, и P. morii, широко распространенная в тропических районах Индийского и Тихого океанов, характерны для более эвтрофных вод экваториального апвеллинга и сезонные изменения ветров до некоторой степени поддерживают циркуляцию той части экваториальных вод, которую населяют эти копеподы, так что размножающиеся популяции остаются в благоприятных для них районах. Вместе с тем ареал P. plumata в теплых водах очень широк; в Тихом океане этот вид распространен примерно от 40° с. ш. до 40° ю. ш. в экваториальных и центральных водах. Согласно Флеминджеру и Хюльземан, P. plumata относительно редка в тропических водах, где обычны другие виды рода Pontellina, и более типична для тепловодных олиготрофных районов.

Флеминджер и Хюльземан [417] приводят также данные о различиях в распространении тепловодных видов группы Clausocalanus arcuicornis. В то время как сам C. arcuicornis встречается в центральных тихоокеанских водах и отсутствует в собственно экваториальных районах, C. paululus распространен по всему субтропическому и тропическому поясу. C. minor и C. farrani приурочен к низким широтам, причем C. minor встречается только в экваториальных водах. Среди видов группы Eucalanus elongatus E. inermis — тропический вид, по-видимому, также приуроченный к восточной Пацифике. Сходное распространение некоторых других таксонов зоопланктона подчеркивает исключительно тонкую адаптацию отдельных видов к условиям определенной водной массы, существование механизмов изоляции генетически близкородственных видов и необходимость сезонных или вертикальных изменений направления течений для возврата части размножающейся популяции или более постоянных течений для пополнения популяций особями из внешнего центра размножения.

Среди эвфаузиид Euphausia diomedeae и Nematoscelis gracilis приурочены к экваториальной зоне, а Euphausia distinguenda, по-видимому, ограничена ее восточной частью и, согласно Рейду и др. [1138], мигрирует ежесуточно в хорошо развитую в данном районе зону кислородного минимума и обратно. Другой экваториальный вид — E. paragibba отсутствует, однако, в части восточно-экваториальной Пацифики.

В восточной части океана, особенно вблизи берега, встречаются также E. eximia и E. lamelligera (см. табл. 8.1).

Численность птероподы Limacina trochiformis в восточно-тропическом регионе сравнительно высока, хотя в других тропических частях Тихого океана она очень низка. Как уже отмечалось для копепод (например, Pontellina plumata, Clausocalanus paululus), сагитт, эвфаузиид (например, Euphausia tenera) и некоторых других групп зоопланктона обитатели тропического и субтропического поясов обычно

распространены очень широко. При большом числе чисто субтропических видов это приводит к очень высокому видовому разнообразию в центральных тихоокеанских водах. В экваториальной зоне число видов несколько меньше. Среди эвфаузиид в качестве примера разделения на истинно тропические и субтропические формы можно привести род Stylocheiron: S. suhmii встречается в центральных водах Северной и Южной Пацифики, обе его популяции разделены экваториальными водами, в которых обитает S. microphthalma.

Уточнение ареалов видов, в том числе пространственного разделения подвидов и особенностей распространения политипических видов, будет способствовать идентификации водных масс. Индикаторами могут служить достаточно хорошо различимые и крупные виды планктонных животных. В качестве примеров можно привести некоторые виды эвфаузиид, хетогнат и крупных копепод. Так, Sagitta scrippsae, Nematoscelis difficilis и Thysanoessa gregaria, типичные для переходной зоны, могут хорошо характеризовать интенсивность потока вод Калифорнийского течения у побережья Америки, хотя численность и совместная встречаемость некоторых таких видов имеют большое значение для соотнесения встречаемости индикаторных видов с интенсивностью переноса вод. Сходным образом появление у Калифорнии некоторых тепловодных видов может быть связано с интенсивностью переноса вод течением Девидсона.

Важность точного анализа групп видов в разных водных массах Флеминджер [414] иллюстрирует на примере копепод рода Eucalanus в переходной зоне. В группе E. attenuatus он описал крупную, отличающуюся от других форму — новый вид Eucalanus parki. Все находки этого вида в Северной Пацифике относятся к переходной зоне. Отдельные находки отмечены лишь вдоль 155° з. д. и южнее примерно до 32° с. ш., что подтверждает приуроченность этого вида к одной водной массе, поскольку выступ ареала отражает разделение водной массы Центральной Пацифики на западную и восточную. В Южной Пацифике Гейнрих [480] отметила два умеренно холодноводных вида каляноид — Metridia lucens и Calanus tonsus, проникающих у берегов Чили с водами Перуанского течения на север до 23° ю.ш.

Наряду с описанием видов-индикаторов очень важно понять, что временные изменения потоков основных течений, вызванные частично сезонными или даже межгодовыми климатическими колебаниями, влияют на положение водных масс. Характерные примеры этого влияния на водные массы — меандрирование Гольфстрима в Атлантическом и Куросио в Тихом океанах. С биологической точки зрения такие изменения должны оказывать глубокое воздействие на распределение и успешность размножения аборигенных популяций зоопланктона, особенно если иметь в виду, что конкуренция между близкородственными видами весьма значительна. Следовательно, зависимость между гидрологическими параметрами, распространением и размножением видов имеет огромное значение [517].

Ранее выполненные исследования показали, что численность зоопланктона в тропических районах Тихого океана уменьшается по мере продвижения с востока на запад. Так, Маис и Джоу [821] по резуль-

татам косых ловов в верхних 300 м в восточной тропической части океана установили, что в некоторых районах (у Центральной Америки и между Эквадором и Галапагосскими островами) объем зоопланктона выше (59—622 мл/1000 м^3), чем в регионе в целом. Они приводят данные более ранних экспедиций, которые показывают, что в восточной тропической части Тихого океана зоопланктон в общем более обилен (в среднем 51—165 мл/1000 м^3), чем в центральной части (27 мл/1000 м^3). Наибольшую численность имели копеподы; за ними по мере убывания численности шли хетогнаты, туникаты, эвфаузииды, сифонофоры, остракоды, амфиподы и декаподы. Копеподы доминировали и по объему. Гередра [517], подтверждая такое снижение в западном направлении, считал, что ареалы некоторых относительно крупных копепод в экваториальной части Тихого океана вытянуты в меридиональном направлении. Распространение Eucalanus subtenuis, приуроченного к восточной тропической части океана (см. выше) и доминирующего среди копепод (его численность может достигать 45% общей), ограничено этим районом в основном из-за обилия фитопланктона в результате интенсивного апвеллинга. На востоке океана относительно обильна Euchaeta marina, однако максимум ее численности отмечается несколько западнее, чем у Eucalanus subtenuis; а еще дальше на запад ее плотность уменьшается. Считают, что численность этого вида связана с численностью копепод-фитофагов, которыми он питается.

Другая группа копепод (Rhincalanus cornutus, Eucalanus attenuatus и Eucalanus subcrassus) — более обильна в западной части океана, что, возможно, связано с повышенной температурой поверхностных слоев и заглублением термоклина. Флеминджер [414], обсуждая разделение группы E. attenuatus, также считает, что E. attenuatus — индо-тихоокеанский тропический вид, наиболее обильный в экваториальной зоне, вниз по течению от эвтрофных районов. Гередра разделяет этих и других копепод на восточные и западные, в основном в зависимости от апвеллинга и характера поверхностных течений, поверхностной температуры, глубины положения термоклина, биомассы фитопланктона и других факторов. Возможно, успешное расселение, сохранение популяций и размножение многих видов в значительной степени контролируется гидрологической нестабильностью, связанной с апвеллингом, интенсивностью потока холодного Перуанского течения в восточной части Тихого океана и климатической изменчивостью всего региона, включая силу ветра.

ЗООПЛАНКТОН У БЕРЕГОВ МАРОККО, ЮГО-ЗАПАДНОЙ АФРИКИ И В СРЕДИЗЕМНОМ МОРЕ

Фернестин [453, 454] изучала влияние изменения водных масс на зоопланктонные виды у берегов Марокко. Выше (гл. 3) были приведены сведения о размножении некоторых видов, особенно в связи с апвеллингом. Хотя побережье в этом районе в основном открытое, над

узким континентальным шельфом в поверхностном слое держится полоса неритических вод умеренной солености.

В этой неритической водной массе обитает достаточно типичная группа зоопланктонных видов. Неритический характер планктона подтверждают несколько видов гидромедуз, особенно Obelia, два вида лимномедуз и (на юге) Phialidium hemisphaericum, а также несколько преимущественно прибрежных видов мизид (за исключением Siriella thompsoni, встречающейся в открытом океане). Характерный вид — хетогната Sagitta friderici, численность которой достигает 90% общей численности хетогнат (рис. 8.6). Этот вид не только относительно обилен, но его популяция достаточно стабильна; размножение происходит более или менее круглогодично. S. friderici — надежный индикатор прибрежных вод. Сифонофоры в общем избегают прибрежных вод, однако Muggiaea atlantica, по-видимому, истинно неритический вид, который держится достаточно близко к побережью в районах мощного апвеллинга. Этот вид уже упоминался как индикатор прибрежных вод у Калифорнии. Типичные обитатели прибрежных вод, численность которых в определенные сезоны может быть высока, — кладоцеры (Podon polyphemoides, Evadne nordmanni и Evadne spinifera, а также немногочисленные Podon intermedius). Только один вид аппендикулярий — Oikopleura dioica часто встречается в пробах из прибрежных районов; он может быть очень многочислен.

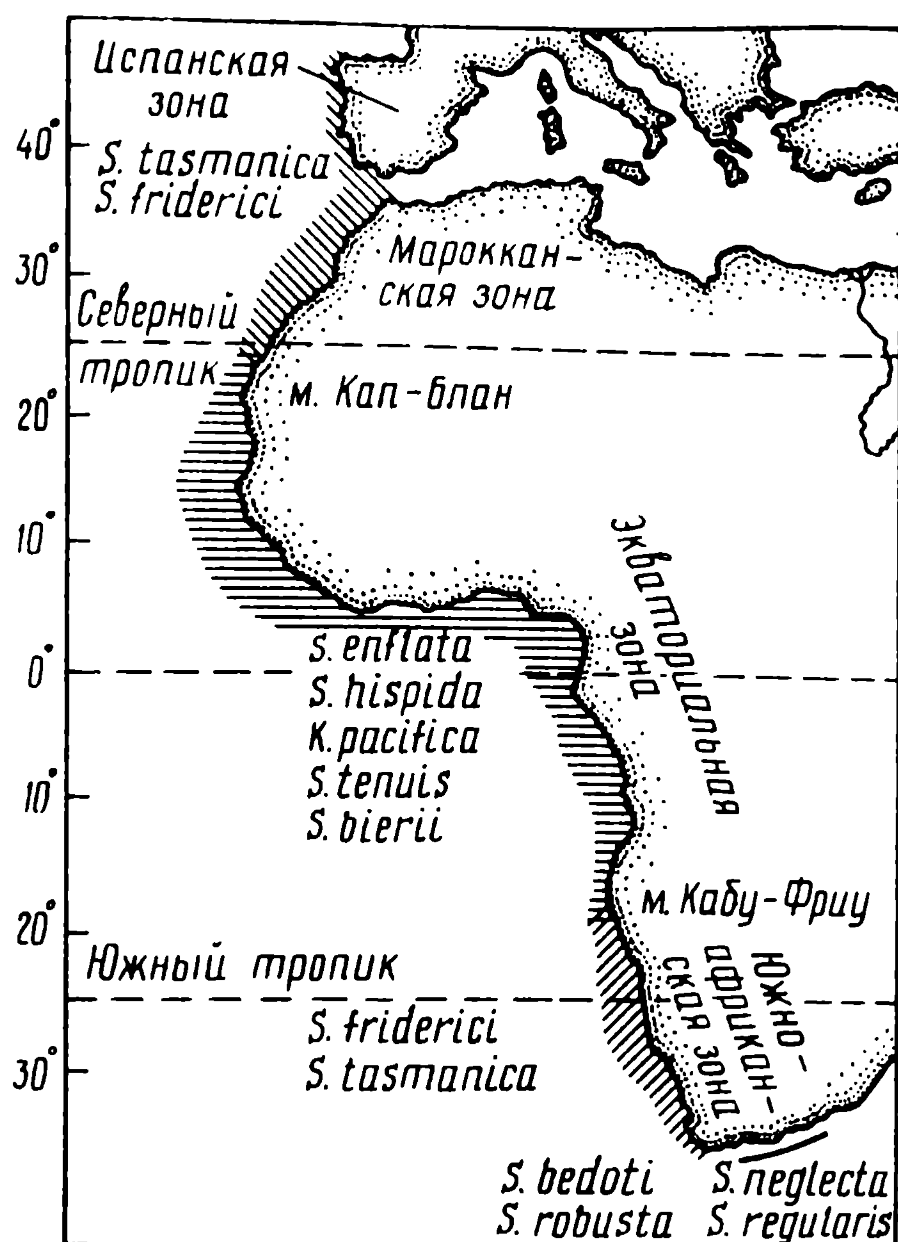


Рис. 8.6. **Диаграмма распространения поверхностных и подповерхностных хетогнат вдоль западного побережья Африки [455]**

Хотя такой вид, как Sagitta friderici, и сам по себе хороший индикатор прибрежных вод у Марокко, он входит в сообщество видов, характерных для этой водной массы. Они образуют активно размножающуюся популяцию, несмотря на то что их плотность может значительно колебаться по сезонам.

Для данного региона характерен подъем к поверхности глубинных вод, особенно в районе континентального склона. Этот апвеллинг особенно интенсивен в определенных участках прибрежной зоны (рис. 8.7) и характеризуется резко выраженной сезонностью: начинается весной, достигает максимума летом и затухает осенью. Однако картина апвеллинга усложняется из-за перемещения летом в прибрежную зону, особенно с юго-запада, теплой и высокосоленой оке-

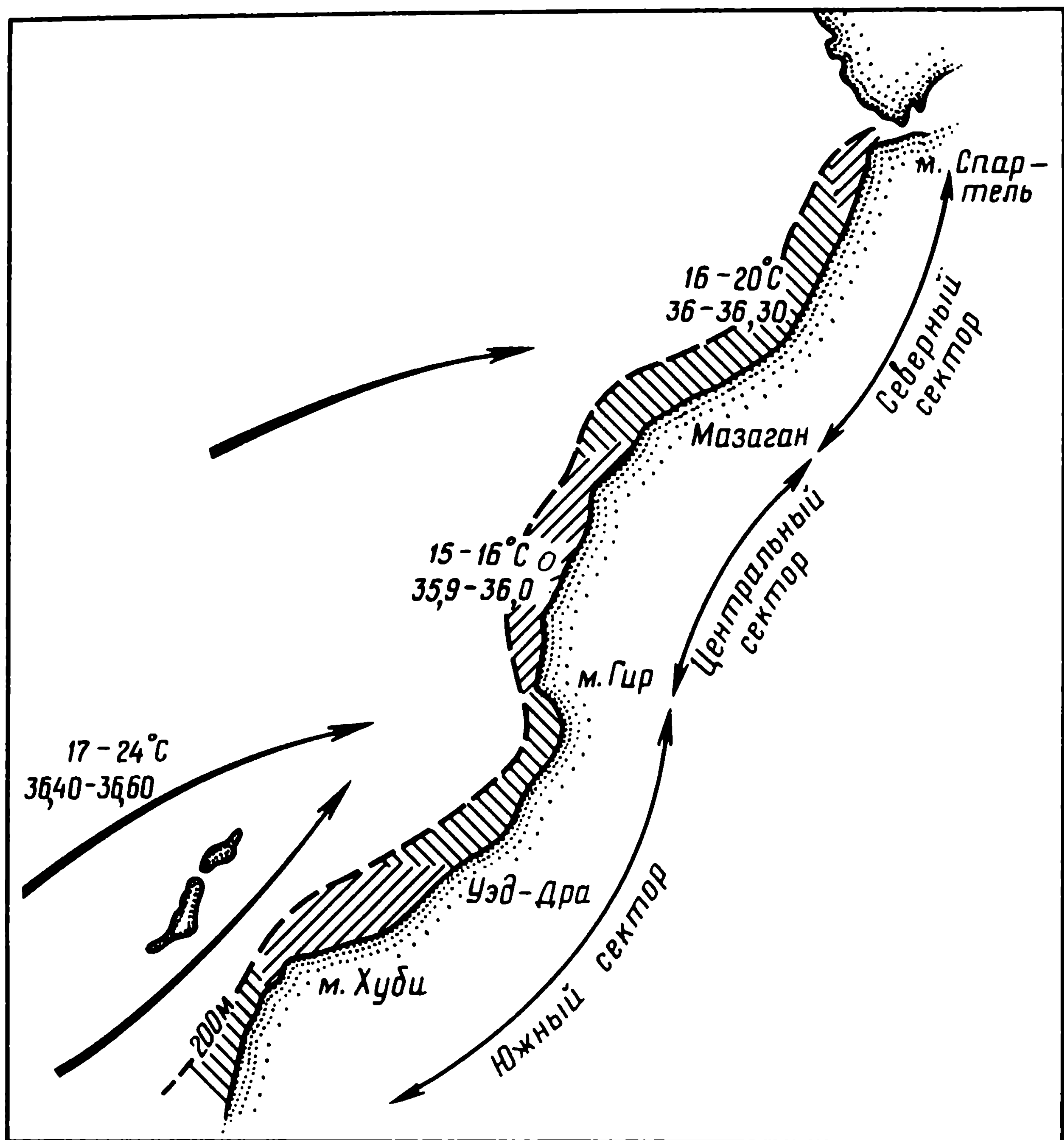


Рис. 8.7. Диаграмма основных гидрологических условий в Испано-Марокканском заливе с указанием средних значений температуры и солености.

Точками обозначены районы распространения прибрежных вод, штриховкой — вод склона; стрелки показывают направление движения океанических вод [454]

анической поверхностной воды [454]. Хотя эти затоки могут быть частично связаны с апвеллингом, они отчасти независимы, имеют значительную амплитуду и переносят к берегу и от него значительную массу океанических вод. В результате преимущественно летом, когда с юго-запада заносятся океанические воды, в прибрежных районах появляется большое число океанических видов. К ним относятся такие тепловодные океанические гидромедузы, как Rhopalonema velatum, Solmaris corona, Solmundella bitentaculata, и разные сифонофоры — группа (за исключением Muggiaea atlantica), типичная для открытого океана и включающая Lensia conoidea, Chelophyes appendiculata, Bassia bassensis, Diphyes dispar, Abyla trigona, Eudoxoides spiralis, Abylopsis tetragona и много других. Появление некоторых из этих видов, даже в небольшом количестве, указывает на занос океанических вод.

Не все виды сифонофор в одинаковой степени могут служить ин-

дикаторами. По данным Фернестин, самым надежным индикатором является Chelophyes appendiculata, которая очень точно отражает сезонные изменения положения океанических вод. Так, весной Chelophyes появляется в небольшом количестве в пределах 200-метровой изобаты; летом он в значительном количестве встречается далеко в прибрежной зоне, особенно на юге; осенью вид отступает к краю шельфа и зимует над большими глубинами. Тепловодные птероподы из Thecosomata, включая Limacina inflata, Creseis virgula, Styliola subula и Cavolinia, также проникают в прибрежные зоны с затоком теплой океанической водной массы, однако они распространяются в основном южнее Марокко, где влияние затоков сильнее. Согласно Фернестин, особенно хорошим видом-индикатором является Cavolinia inflexa, поскольку плотность ее достаточно высока.

На юге марокканского побережья могут встречаться в небольшом количестве тепловодные океанические гетероподы (например, Atlanta spp., Carinaria lamarcki, Pterotrachea). В неритических водах среди аппендикулярий обычно доминируют Oikopleura dioica, в то время как для затоков океанических вод характерны некоторые другие аппендикулярии, особенно Oikopleura longicauda. Типичны также некоторые хетогнаты, например Sagitta bipunctata и Sagitta serratodentata, которые приурочены преимущественно к открытым частям океана, и Sagitta tasmanica, имеющая, видимо, менее океаническое распространение. Несмотря на то что некоторое количество молоди Sagitta bipunctata встречается у Марокко, этот вид затем пропадает, и летом взрослых экземпляров нет [453]. Возможно, их исчезновение связано с выносом холодных вод апвеллинга. Тепловодная Sagitta enflata встречается в небольшом количестве, и, хотя она обычна в теплых смешанных водах, отдельные представители могут быть частью тропической или субтропической популяции.

По Фернестин, два вида трахимедуз — Liriope tetraphylla и Aglaura hemistoma — широко распространены в теплых областях и типичных для вод апвеллинга, вероятно, благодаря смешиванию океанических вод на краю склона. Для районов апвеллинга характерны и некоторые виды хетогнат. Хотя Sagitta hexaptera и S. lyra — преимущественно глубоководны, их молодь может часть времени проводить в более поверхностных водах. Эти два вида встречаются в водах апвеллинга, на шельфе у Марокко; иногда вместе с ними отмечаются S. minima и Pterosagitta draco. Хотя они и не живут так глубоко, как S. lyra, они все же считаются подповерхностными, а S. minima обитает в основном в смешанных водных массах.

Наиболее характерный индикатор вод апвеллинга у Марокко — сальпа Thalia democratica, численность которой летом может быть огромной. Несмотря на то, что в океанических районах этот вид распространен в более поверхностных слоях, он погружается в водах склона и благодаря апвеллингу переносится на шельф. Фернестин подчеркивает, что, хотя некоторые виды, особенно хетогнаты, могут использоваться в качестве индикаторов, часто на заток в данный район определенной водной массы указывает именно сообщество видов, имеющих не очень низкую плотность.

Приведенные выше примеры взяты из специальных исследований водных масс и видов-индикаторов, однако сведения о влиянии обмена вод на зоопланктон часто содержатся и в других работах по зоопланктону. В гл. 3 частично уже рассматривался вопрос о горизонтальном переносе водных масс, приводящем к заметным количественным и качественным изменениям популяций планктона. В некоторых из таких работ описывается планктон, обитающий довольно близко от берега, где горизонтальный обмен между водными массами может сопровождаться апвеллингом. В некоторых случаях изменения гидрологических параметров происходят более или менее регулярно и приурочены к определенным сезонам, в других — они могут быть более длительными и нерегулярными. Вынос на юг вдоль берегов Перу теплых тропических вод — широко известное явление (Эль-Ниньо), приносящее к побережью иное, чем обычно, планктонное население, наблюдается только в определенные годы. Нерегулярные, иногда кратковременные и более отчетливые вблизи берегов колебания гидрологических параметров в некоторых случаях можно связывать с климатическими изменениями, например с направлением и силой ветра.

Стандер и де-Деккер [1287], проводившие исследования у Юго-Западной Африки, описали изменения, которые нелегко связать с климатическими (ср. гл. 3). В 1963 г. большая часть прибрежного района бухты Уолфиш-Бей и к северу от нее была занята сравнительно теплой соленой водой, принесенной с северо-запада. Сравнение усредненных за предыдущие 10 лет параметров среды с наблюдавшимися в 1963 г. показало, что в этом году температура на поверхности не только не стала примерно с мая снижаться, как обычно, но повысилась и достигла сравнительно высокого значения, которое сохранялось один или два месяца. Нормальная температура воды, по данным за предыдущие 10 лет, была достигнута только примерно в октябре. Соленость на поверхности также возрастала с апреля по сентябрь. Все это свидетельствовало о явном вторжении с севера и запада теплой соленой воды, начавшемся примерно в мае, которая с июля отступила. Вторжение нетипичной водной массы сопровождалось снижением концентрации кислорода.

На этом фоне отмечены существенные изменения зоопланктона. Для внутренней части бухты Уолфиш-Бей обычны скопления копепод. В 1963 г. их плотность была исключительно низкой; особенно пострадали популяции Paracalanus parvus. Численность прибрежных популяций неритических копепод (Paracalanus crassirostris, Paracartia africana) и кладоцер (Podon polyphemoides, Evadne nordmanni) также значительно уменьшилась при продвижении теплых вод вдоль побережья. При вторжении теплой водной массы фауна зоопланктона, характерная для более глубоких вод этого района, стала малочисленной и менее разнообразной. Помимо указанных форм зоопланктона, значительно понизилась численность трех видов копепод (Calanoides carinatus, Metridia lucens и Centropages brachiatus), доминирующих в бухте и особенно обильных в период апвеллингов. Зато при вторжении в бухту Уолфиш-Бей теплых соленых вод

значительно повысилась численность копеподы Nannocalanus minor, а также Centropages chierchiae, Centropages bradyi, Calanus tenuicornis и Acartia danae. (Некоторые другие данные об изменениях зоопланктона приведены в гл. 3.)

Касанова [214], анализируя характерные черты зоопланктона разных районов Атлантическо-Средиземноморской области, также указывает на значение затока поверхностных атлантических вод в Средиземное море и вынос глубинных вод через Гибралтарский пролив, хотя ограниченная глубина пролива этому отчасти препятствует. Несмотря на то что регулярные сезонные колебания интенсивности заноса явно не выражены, изменения характера движения поверхностных вод в восточном направлении, безусловно, сильно влияют на переносимый зоопланктон. Многие виды, включая некоторых глубоководных медуз, сифонофор, эвфаузиид, декапод и копепод, распространены в прилегающих атлантических водах, но в Средиземном море не встречаются. Хотя это может быть частично обусловлено сравнительно небольшой глубиной Гибралтарского пролива, Касанова считает, что относительно высокие соленость и температура средиземноморских вод препятствуют закреплению популяций многих потенциальных вселенцев. Например, Periphylla periphylla — единственный вид из четырех атлантических батипелагических медуз, проникающий в Средиземное море, а Colobonema sericeum, хотя и может пересекать порог, не в состоянии закрепиться.

Среди сифонофор часто всречающийся вид Chuniphyes multidentata иногда проникает на восток, но быстро там погибает; Dinophyes arctica, несмотря на свою исключительную эвритермность, также отсутствует [132]; Nectopyramis spp. встречаются редко (рис. 8.8). Однако некоторые более поверхностные сифонофоры процветают в водах Средиземного моря (распространение Diphyes dispar отражает распределение в Средиземном море атлантических вод) (рис. 8.9). Среди видов рода Gennadas в Средиземном море встречается только G. elegans. Acanthephyra pelagica отмечается, а A. purpurea нет, хотя Касанова считает, что A. pelagica представлена особым подвидом, не связанным с заносом вод из Атлантики. Естественно, заносится ряд преимущественно мелководных видов и, несмотря на то что некоторые из них — лишь временные вселенцы, не способные успешно конкурировать с местной фауной, другие процветают и даже образуют плотные популяции в смешанных водах.

Вынос глубинной средиземноморской воды заметен по двум видам — Cymbulia peroni и средиземноморскому (мелкому) вариетету Periphylla periphylla. Для других средиземноморских видов, например эндемичных декапод, условия выноса в Атлантический океан, вероятно, неблагоприятны. Однако разнообразные планктонные виды находят в Лузитанском течении (т. е. в средиземноморской воде, выносимой на глубинах в Атлантический океан) исключительно подходящие условия. Это касается в особенности некоторых тропическо-субтропических видов, вероятно, приспособленных к высокой солености. Как показал Фрейзер, эта богатая фауна может достигать на севере даже побережья Шотландии.

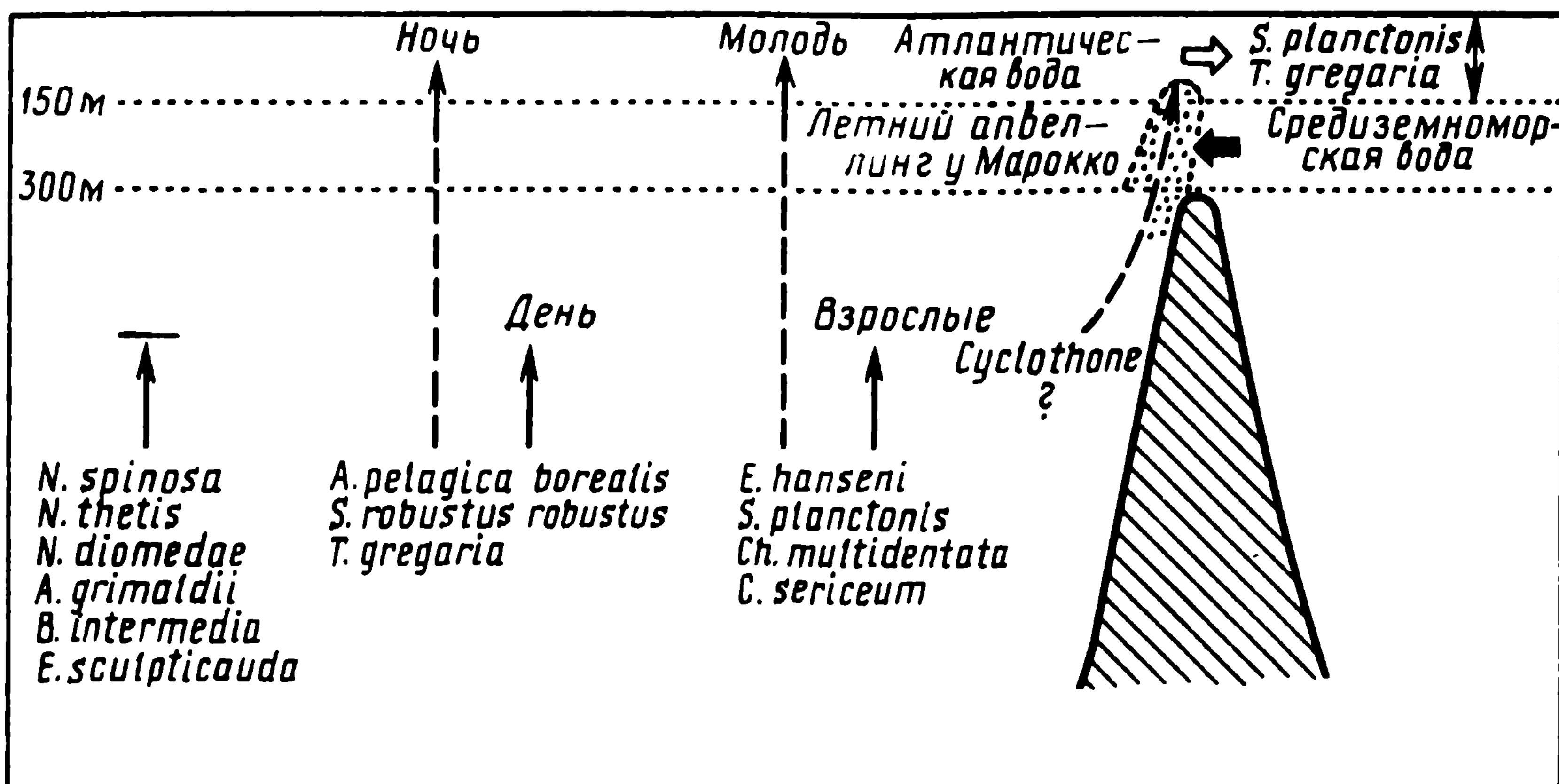


Рис. 8.8. Диаграмма перемещений глубоководных организмов, пересекающих порог Гибралтарского пролива или остающихся в Атлантике [214]

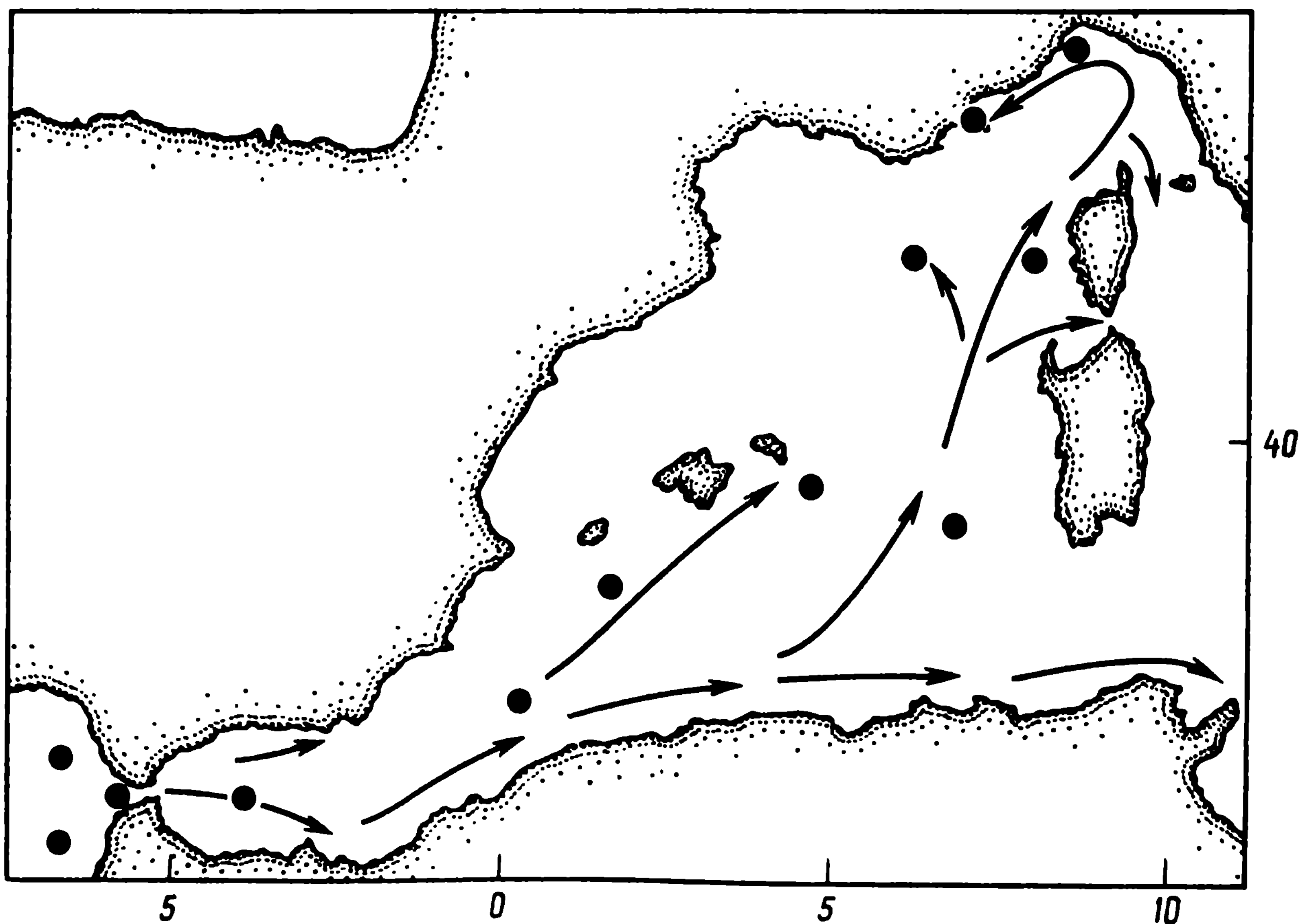


Рис. 8.9. Распространение Diphyes dispar в Средиземном море; стрелками показан перенос атлантических вод [213]

Много споров вызвал вопрос о распространении поверхностных атлантических вод в Средиземном море. Годи [465], описывая зоопланктон района Марселя, перечисляет не менее 11 видов, характерных для разных районов Атлантического океана (тропическо-субтропических, умеренных, неритических), которые в различные сезоны могут служить индикаторами заноса вод из Атлантики. Решающее значение имеет интенсивность потока поверхностных вод. Бернар [119] утверждает, что вследствие заноса зоопланктон Альборанского моря не только богат атлантическими видами, но и сравнительно обилен. Наиболее многочисленный вид Paracalanus parvus зимой замещается Clausocalanus arcuicornis. В Лионском заливе небольшая глубина и пониженная соленость воды обеспечивают процветание неритических видов, например Sagitta setosa и Penilia, а для более соленых вод открытого моря характерны Sagitta bipunctata, Sagitta serratodentata и Aglaura hemistoma (тепловодные океанические виды).

В восточной части Каталонского моря фауна в основном атлантическая, но с низким видовым разнообразием; доминирует Centropages typicus. У Корсики, в бухте Кальви, наиболее многочисленной была копепода Clausocalanus arcuicornis, обычно считающаяся океанической (пики ее численности отмечены в марте, апреле и мае), тогда как более неритическая Temora stylifera появлялась только на короткое время осенью. Доби [317] полагает, что, несмотря на прибрежное положение изучаемого участка, продуктивность там в общем низка и более типична для океанических районов; он считает, что это в основном следствие отсутствия берегового стока. В северной части Тирренского моря доминируют копеподы Clausocalanus arcuicornis, Temora stylifera, Centropages typicus и Acartia clausi, однако среди копепод выделяются разные сообщества. Занос атлантических вод к берегам Алжира (а он может достигать и Туниса) приводит к достаточно регулярным сезонным изменениям популяций зоопланктона. Помимо регулярных колебаний, Бернар [120] наблюдал необычный занос холодной поверхностной воды в Алжирскую бухту в октябре — ноябре 1956 г. Из-за этого заноса вместо обычного в этот сезон обилия Temora stylifera заметно увеличивалась численность копепод Acartia и Oithona.

ЗООПЛАНКТОН ДРУГИХ РАЙОНОВ

Могут иметь значение и более нерегулярные изменения. По данным Лежара и Зоппи [762], изменения в зоопланктоне залива Карьяко в значительной степени зависели от направления и силы местных ветров, вызывающих нагон в залив или сгон поверхностных вод (см. гл. 3). Обмен местных водных масс влиял не только на плотность, но и на видовой состав зоопланктона [1095].

На Восточном побережье Венесуэлы интенсивность Амазонского течения, зависящего от сезонных климатических условий, влияет на состав и обилие зоопланктона в прибрежных водах и даже на некотором расстоянии от берега в открытом океане. Есть много других примеров флуктуаций гидрологических условий, вызывающих изменения планктона, хотя факторы, индуцирующие перемещение вод-

ных масс, известны не всегда. Тундиси [1371] анализирует межгодовые изменения зоопланктона у Сантоса. На Большом Барьерном рифе случайные вторжения океанических вод ведут к изменениям в зоопланктоне, например к появлению таких океанических копепод, как Acartia negligens и Acartia australis. Дессье и Лорек [340] изучали сезонные изменения разных таксонов зоопланктона в районе Пуэнт-Нуара (Западная Африка) и подтвердили, что гидрологические колебания параметров в значительной мере определяют наличие или отсутствие видов. В качестве примеров можно назвать Paracalanus aculeatus, Lucifer sp. и Centropages furcatus, достигающих пика обилия в теплый сезон (температура на поверхности 25—28°C), Paracalanus scotti и Oithona nana, плотность которых очень высока в большой холодный сезон, когда минимальная температура на поверхности составляет 20°C. Temora turbinata обычна в январе, в переходный период между малым холодным и большим жарким сезонами.

Чередование влажных и сухих сезонов, особенно в некоторых тропических областях земного шара, может приводить к отчетливым гидрологическим изменениям вблизи берегов, которые вызывают обогащение вод без явного апвеллинга. В результате такого обогащения не только плотность, но и видовой состав зоопланктона значительно меняются. У Мадагаскара Бур и Фронтье [177] исследовали сезонные изменения зоопланктона в бухте Нуси-Бе от берега к краю шельфа. Они связывали наблюдавшиеся изменения прежде всего с чередованием влажного и сухого сезонов [443, 444]. Вблизи берега с января по апрель наблюдалась заметная стратификация вод, поверхностный слой был значительно распреснен из-за обильных дождей. В последующие месяцы (сухой сезон) воды были гомогенными, однако внезапное увеличение стока в декабре в результате сильных дождей вызвало бурное цветение фитопланктона, а вслед за ним — вспышку численности планктонных фитофагов.

Как видно из рис. 8.10, до середины декабря наблюдается резкое уменьшение общей численности зоопланктона, в частности копепод, после чего начинается быстрый рост популяций. Среди фитофагов пик обилия совпадал по времени с увеличением численности фитопланктона, преобладали кладоцеры (главным образом Penilia и Evadne tergestina), а по направлению к внешнему шельфу — эвфаузиида Pseudeuphausia latifrons, имеющая тот же цикл. Птероподы Thecosomata (Creseis acicula, Creseis chierchiae, Atlanta gaudichaudi) встречались в значительном количестве вблизи побережья в конце сухого сезона, а молодь Atlanta gaudichaudi достигала максимума численности в более прибрежных районах во влажный сезон, одновременно с другими фитофагами.

Подробное изучение хетогнат показало, что по характеру изменения общей численности они не отличаются от другого зоопланктона (снижение плотности в декабре с последующим ее увеличением). Основной вид — Sagitta enflata — распространен и вблизи берега, и на шельфе, хотя прибрежные популяции многочисленнее. Вообще прибрежная зона богаче хищным зоопланктоном, который примерно с мая начинает распространяться по всему шельфу. Наиболее ха-

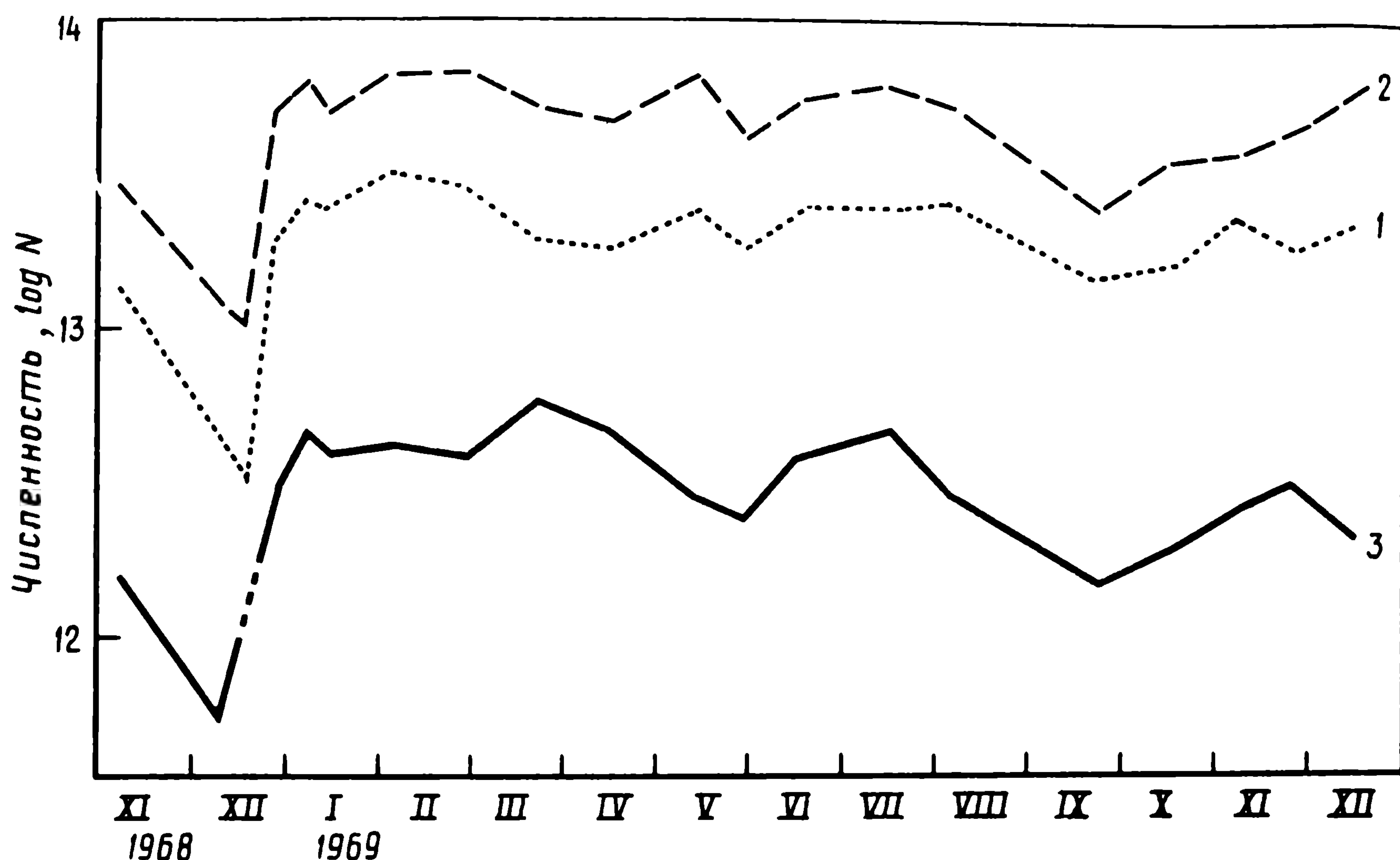


Рис. 8.10. Годовой цикл в заливе Амбаро: колебания общей численности зоопланктона (*1*), копепод (*2*) и хетогнат (*3*) [177]

рактерная неритическая хетогната — Sagitta neglecta, хотя и не такая обильная, как S. enflata, имеет такую же сезонную динамику численности, но этот вид в основном прибрежный и максимума численности достигает у самого берега в августе. В общем, численность океанических хетогнат над континентальным шельфом увеличивается в течение сухого сезона, но с началом дождей они (например, Sagitta bedfordi) исчезают.

Локальные климатические изменения в других тропических районах могут оказывать очень значительное влияние на зоопланктон и искажать картину более регулярных изменений, вызывая местный перенос поверхностных вод. Паниккар и Рао [1011] указывают, что, хотя на большей части побережья Индии четко проявляются сезонные изменения планктона, связанные с муссонами, заметные колебания плотности и видового состава зоопланктона часто обусловлены локальными климатическими изменениями и местным водообменом.

Наблюдения Джиллетта [652] над изменениями субтропического зоопланктона в заливе Хаураки (Новая Зеландия) показали, что занос океанических вод ведет к таким изменениям прибрежного зоопланктона, которые могут искажать картину более регулярных сезонных изменений.

В более высоких широтах нерегулярные и кратковременные изменения характера переноса водных масс и их влияние на зоопланктон распознать не так легко. В высоких широтах характер изменений в основном зависит от сезона. Однако в некоторых очень мелководных прибрежных районах можно иногда наблюдать и более локальные климатические влияния, особенно при изучении переноса вод в эстуариях; в отдельных случаях при очень длительных иссле-

дованиях можно выявить и колебания водообмена. Эрикссон [371] приводит данные о гидрологических изменениях на мелководьях у западного побережья Швеции. Значительные изменения зоопланктона, помимо основного сезонного хода, вероятно, отражают смену водных масс. Очень долговременные колебания интенсивности заноса в Ла-Манш и Северное море атлантических или смешанных вод также частично связаны с изменениями планктона (см. раздел о видах-индикаторах).

Другим примером умеренно длительного, хотя и нерегулярного влияния, может служить вторжение в Балтийское море глубинных соленых вод; оно в значительной степени зависит от величины стока поверхностных балтийских вод, которая, в свою очередь, обусловлена климатическими колебаниями. Радзиевская и др. [1085] отметили в 1972 г. в южной части Балтийского моря ряд видов зоопланктона, ранее в данном районе не встречавшихся. Это вторжение необычных видов сопровождалось заносом вод с высокой соленостью. Во вторгшейся воде обнаружено 13 видов из Северного моря, причем восемь из них были зарегистрированы впервые. К ним относились Tomopteris kefersteini и Aetideus armatus, обычно распространенные в океанических районах Северной Атлантики, Rosacea plicata и Eucalanus elongatus, по-видимому, «лузитанского» происхождения, и смешанные неритоокеанические виды Centropages typicus и Metridia lucens, их можно считать неплохими индикаторами североморских вод. Приведенные данные подтверждают известный принцип: если отдельный вид, широко распространенный в каком-либо регионе, не может служить индикатором (например, Metridia lucens или Centropages typicus на большей части Северной Атлантики), то в соседнем районе он может подходить для этой роли.

Во многих районах Мирового океана для характеристики водных масс особенно пригодны хетогнаты. Выше уже упоминались некоторые классические исследования, выполненные в британских водах, в Северной Пацифике и у берегов Марокко. Проведены и некоторые другие работы по хетогнатам как видам-индикаторам. Мураками [948] исследовал хетогнат во Внутреннем море Японии и определил 15 видов, представляющих практически всю местную фауну. Доминировали Sagitta crassa, S. enflata, S. bedoti и S. minima. Он выделил три района: 1) внешний, фауна которого наиболее обильна и разнообразна, но представлена только океаническими видами хетогнат; 2) внутренний с наиболее низким обилием и разнообразием (всего два вида — S. crassa и S. enflata); 3) промежуточный с S. minima и S. bedoti, которых Мураками обозначил как «субокеанические» (вероятно, виды смешанных вод склона), а также S. crassa и S. enflata.

Во Внутреннем море размножается примерно половина океанических видов. Мураками сделал вывод, что некоторые виды хетогнат можно успешно использовать как индикаторы. В проливе, ведущем в море, океаническая Sagitta bipunctata была типична для высокосоленых океанических вод, втекавших в придонном слое. S. minima встречалась в водах с несколько пониженной соленостью, включая воду неритического происхождения, располагающуюся над придон-

ными водами; S. crassa была характерным обитателем поверхностных вод пониженной солености, распресненных речным стоком и занимающих внутренние районы моря. По мнению других исследователей, S. enflata — частично неритический вид, который, однако, не может процветать в распресненных водах. Таким образом, колебания численности S. enflata во Внутреннем море отражают сезонные изменения втока соленых вод Куросио. Помимо Sagitta enflata, типичными для Куросио видами хетогнат являются S. hexaptera, S. serratodentata pacifica и Pterosagitta draco [937]. Во Внутреннем море отмечены две формы S. enflata, известные и из других районов, более мелкая раса типична для менее океанических вод. По данным Мураками, в солоноватых водах заливов, где S. crassa процветает, этот вид образует несколько морфологических различающихся форм, которые можно использовать для выявления разных солоноватых водных масс.

Марумо и Нагасава [857] также приводят данные о влиянии вод Куросио на популяции хетогнат в заливах Сагами и Суруга (Япония). Летом при вторжении вод Куросио численность хетогнат, среди которых доминирует Sagitta nagae, увеличивается, но заносимые в заливы воды несут с собой океанический вид Sagitta ferox.

Виды хетогнат использовались для характеристики водных масс у юго-восточной части атлантического побережья США. К неритическим видам, распространенным вдоль части побережья Флориды, относятся Sagitta hispida и S. helenae. Пирс [1054] показал, что S. helenae практически ограничена шельфовыми водами у Северной Каролины, проникает на юг вдоль побережья Флориды и на север до мыса Хаттерас (примерно 35° с. ш.). S. tenuis — другой неритический вид — часто встречается у побережья, но редка за пределами шельфа. S. enflata широко распространена над шельфом, но многочисленна и за его пределами. S. minima обильна над краем шельфа, но отсутствует над внутренним шельфом и немногочисленна за его пределами. Следовательно, этот вид — типичный обитатель вод склона, которые представляют собой смешанную (океаническую и прибрежную) водную массу. Пирс обнаружил, что за пределами шельфа, в типичных теплых океанических водах Флоридского течения, S. serratodentata — очень обильна, в то время как над шельфом она встречается редко. Типична для океанических вод также S. bipunctata, очень редко встречающаяся даже над внешним шельфом. Два других вида хетогнат — Krohnitta pacifica и Pterosagitta draco — наиболее многочисленны в водах Флоридского течения, хотя распространены шире и проникают в воды шельфа, что еще более характерно для Sagitta enflata. Пирс считает, что по распространению хетогнат в этом районе выделяются три зоны: внутреннего шельфа, склона и океаническая, хотя их границы нерезки и временами меняются в зависимости от напора Флоридского течения, нерегулярностей потока и интенсивности переноса воды от берега.

Дальше к северу, у побережья Новой Англии, сходный набор видов хетогнат обитает вдали от берега, в основной струе Гольфстрима, а в водах склона их численность быстро уменьшается; над

краем шельфа отмечены плотные популяции Sagitta elegans. Над внутренним шельфом, особенно в заливе Мэн, обитает характерный и эндемичный вид S. elegans [131]. Часть популяции этого вида может выноситься из залива, однако по направлению к краю шельфа его плотность резко снижается. Теплые воды Гольфстрима для S. elegans — непреодолимый барьер. Бигелоу [131] сравнивает распространение Sagitta elegans с распространением Sagitta serratodentata, характерного для тропических вод Гольфстрима. Он заносится в залив Мэн летом, но никогда там не размножается.

Редфилд и Бил [1122] также исследовали распространение Sagitta elegans в заливе Мэн. Она размножается в заливе (см. гл. 3), но часть популяции время от времени выносится за его пределы и погибает; кроме того, самостоятельная популяция существует в дополнительном антициклоническом круговороте над банкой Джорджес, где на протяжении большей части года численность вида высока.

Sagitta serratodentata, наоборот, — вселенец, заносимый в залив Мэн с поверхностными водами, в основном через Восточный пролив. Как уже отмечалось для других частей Атлантического океана, тепловодная Sagitta serratodentata может переносить достаточно сильное охлаждение. Вселенцем в поверхностной водной массе этот вид является только летом, поскольку именно в это время года происходит вторжение достаточно теплых вод. Следовательно, появление Sagitta serratodentata носит явно выраженный сезонный характер, и в более холодных водах залива Мэн этот вид совсем не размножается. Его можно назвать «конечным вселенцем». Эта хетогната достаточно часто встречается вблизи района основного втока вод в залив, хотя перед отмиранием она распространяется довольно широко.

В водах залива отмечены три других вида хетогнат — Eukrohnia hamata, Sagitta maxima и Sagitta lyra, но все они проникают с глубинным течением, в то время как Sagitta serratodentata приносится в основном в поверхностных слоях воды. Eukrohnia довольно многочисленна, а Sagitta maxima и S. lyra очень редки. Все три вида также, по-видимому, являются конечными вселенцами, поскольку, хотя они и приносятся с втекающей водой, никаких доказательств их размножения в заливе нет. S. lyra и S. maxima могут какое-то время обитать в заливе, но их численность быстро снижается по мере удаления от основного района заноса [1122]. Вместе с тем Eukrohnia hamata распространена в глубинных слоях по всему заливу Мэн с более или менее одинаковой плотностью. Очевидно, извне приносится гораздо больше Eukrohnia, но этот вид существует в заливе более длительное время. Возможно, он лучше переносит пониженную температуру вод и продолжительность жизни особей увеличивается.

Таким образом, из-за дрейфа из залива Мэн на юг в открытый океан часть популяции Sagitta elegans теряется. Следовательно, должен существовать механизм, который либо поддерживает размножающуюся популяцию зоопланктона в пределах района, к условиям которого она хорошо приспособлена, либо возвращает туда часть размножающейся популяции. Имеются многочисленные примеры регулярного переноса значительного числа особей какого-либо вида в

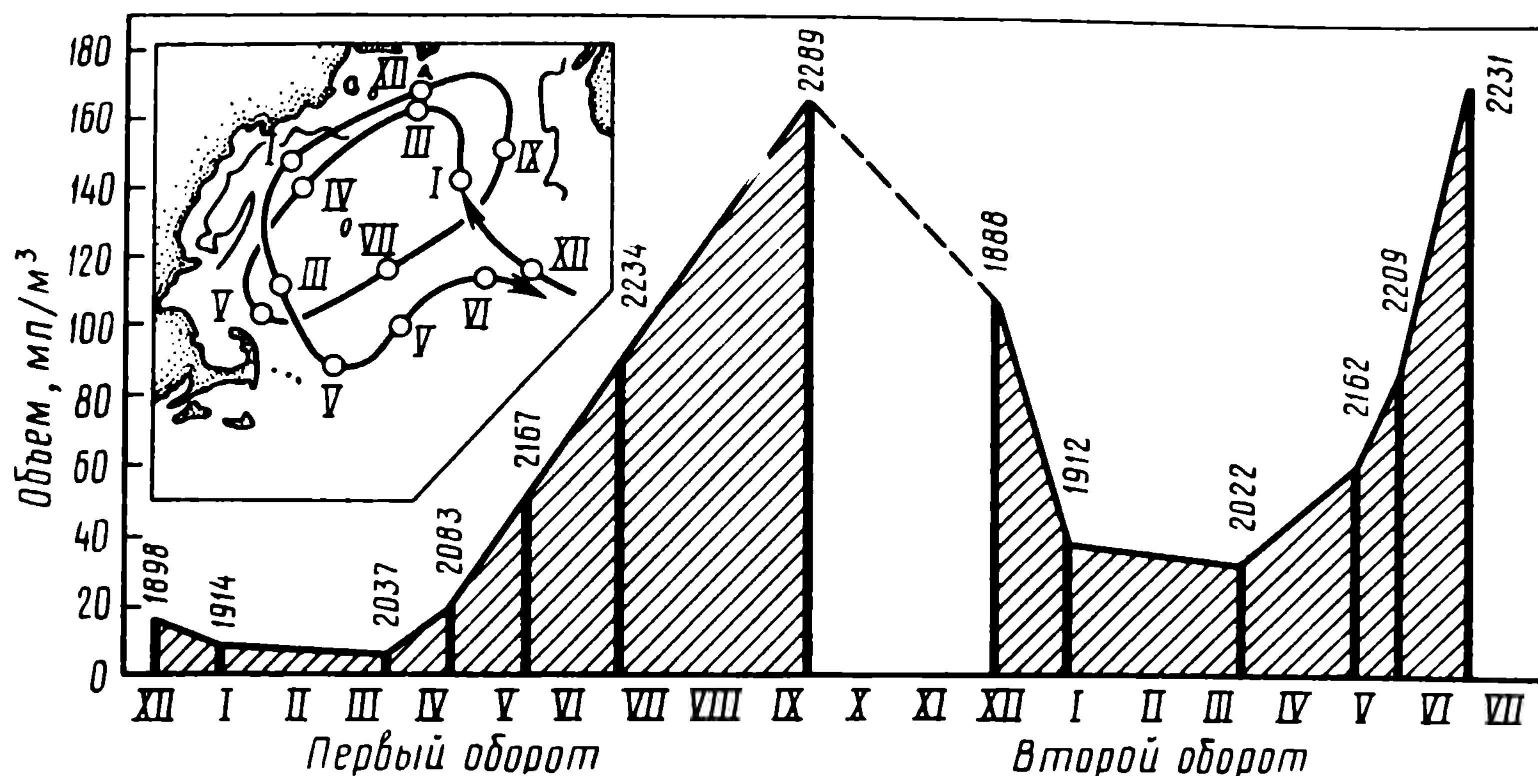


Рис. 8.11. Циркуляция сообщества каляноид в заливе Мэн.

Рост популяций в перемещающейся водной массе показан на врезке. Численность зоопланктона выражена в единицах объема (мл/м³). Черные столбики — численность на отдельных станциях [1121]

район, где из-за медленного изменения условий среды размножение перестает быть успешным, но еще существует достаточно крупная популяция.

Проблемы переноса, вселения, сохранения популяции и размножения хорошо освещены и в других работах по заливу Мэн. Редфилд [1120] отметил, что птеропода Limacina retroversa проникает в залив Мэн и широко разносится по нему благодаря преобладающей (главным образом циклонической) циркуляции. Популяция Limacina retroversa существует в заливе главным образом благодаря иммиграции.

Редфилд [1121] также показал, что основной крупный циклонический круговорот, характерный для движения вод в заливе Мэн, имеет периодичность около трех месяцев и оказывает значительное влияние на численность и распространение каляноид в этом районе (рис. 8.11). В северных частях залива Мэн, в районе острова Маунт-Дезерт, максимум обилия в сообществе калянуса верхних слоев воды наступает осенью. Однако по мере приближения зимы максимум численности смещается к югу, к побережью штата Массачусетс, а весной и в начале лета район, где численность каляноид максимальна, перемещается непосредственно к северу от банки Джорджес, восточнее мыса Код. В конце лета — начале осени популяции вновь достигают пика численности в более северных районах залива Мэн, как и в предшествующий год. Редфилд объясняет полученные результаты тем, что в конце весны и летом поток вод из района Новой Шотландии в залив Мэн через Восточный пролив ослабевает и в северных районах залива формируется довольно обильный зоопланктон.

В последующие месяцы вследствие общей циклонической циркуляции этот зоопланктон переносится на юг, к побережью Массачусетса; этот перенос усиливается новым вторжением вод вокруг побе-

режья Новой Шотландии. Этот основной занос достигает максимума зимой, однако он приносит мало зоопланктона, так что в это время в северных частях залива плотность планктонных животных низка. Основной перенос старой воды, которая уже некоторое время циркулировала в заливе Мэн и по-прежнему содержит достаточное количество зоопланктона, направлен в сторону южных районов залива, к банке Джорджес. При интенсивном вторжении в залив новых вод зимой должен происходить значительный выток богатых планктоном вод, которые выносятся через банку Джорджес в Атлантический океан. Однако в конце весны и летом во время значительного ослабления притока вод в залив Мэн часть этих вод, циркулирующих в обширном вихре, не выносится из залива, а вновь поворачивает на север. Таким образом, многочисленный зоопланктон, населяющий эту воду, смешивается с относительно плотными популяциями зоопланктона, накапливающимися примерно в сентябре на севере залива (рис. 8.11). Некоторое количество зоопланктона может заноситься в это время с новошотландских банок, но поддержание крупных популяций каляноид в заливе в общем зависит от основной циркуляции, причем наиболее резкие сезонные колебания наблюдаются в его более северных частях.

АНТАРКТИЧЕСКИЙ ЗООПЛАНКТОН

Выше уже рассматривались перенос и возможный возврат части населения зоопланктона на обширной территории Северной Пацифики. Особенно отчетливый и крупномасштабный перенос зоопланктона описал Макинтош [806] для вод Антарктики. В гл. 3 рассматривались изменения вертикального распределения некоторых обычных антарктических видов [Calanus acutus, Eukrohnia hamata и Rhincalanus gigas), особенно в связи с циклами размножения.

Во время антарктического лета в верхних слоях (примерно до глубины 200 м) формируются крупные популяции; поверхностные воды дрейфуют в основном на север, к Антарктической конвергенции, откуда значительная часть популяции может выноситься в антарктической промежуточной водной массе еще севернее и там погибает. Макинтош показал, что с началом зимы планктон мигрирует вниз в глубины. Например, в конце антарктической зимы (сентябрь) суммарная численность зоопланктона резко уменьшается и он имеет очень широкое вертикальное распространение: максимум численности отмечен в слое 500—750 м, а минимум — в поверхностных слоях (рис. 8.12). И у Rhincalanus, и у Eukrohnia максимум численности зимой зарегистрирован примерно на 500 м, но даже глубже 1000 м их численность относительно высока. Еще более замечательное распространение отмечено у Calanus acutus: зимой он полностью отсутствует в поверхностных слоях и достигает максимума численности от 750 до более 1000 м. Глубже 200 м весь планктон оказывается в относительно теплых водах, движущихся на юг, к берегам Антарктиды.

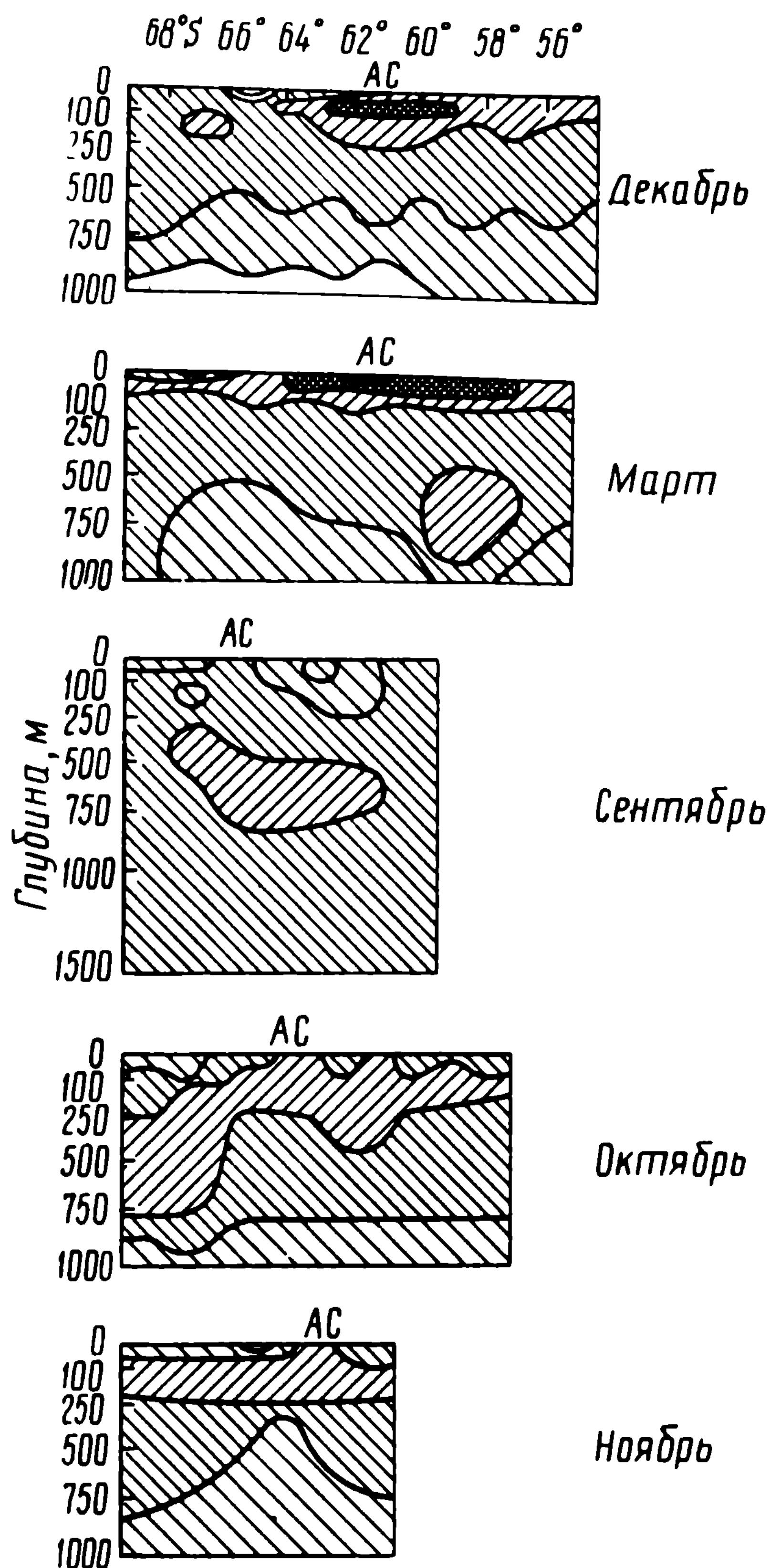


Рис. 8.12. Изменения вертикального распределения зоопланктона на протяжении года в Антарктике. Густота штриховки обозначает плотность. *АС* — Антарктическая конвергенция [806]

Макинтош наблюдал, что ранней весной (октябрь) максимум численности планктона был в общем выше и располагался главным образом в слое 100—300 м. Весной планктон интенсивно поднимался, хотя у самой поверхности его численность все еще низка (см. рис. 8.12). В декабре наибольшая численность зоопланктона отмечена у поверхности, и в последующие два или три месяца в поверхностных водах наблюдалась массовая вспышка размножения (см. рис. 8.12). Таким образом, примерно с декабря по март зоопланктон распределен в основном в поверхностстных водах, движущихся на север, а зимой он, хотя и в меньшем количестве, держится главным образом в глубинных слоях, движущихся назад, на юг, к Антарктиде. Очевидно, это весьма крупномасштабная циркуляция, простирающаяся по глубине по крайней мере на 500 м, а в горизонтальном направлении на несколько сотен миль.

Суточные вертикальные миграции подробно рассмотрены в гл. 5, здесь можно отметить, что три вида, доминировавшие в пробах Макинтоша, не совершали выраженных суточных вертикальных миграций. Вместе с тем глубина обитания некоторых видов зоопланктона, встречающихся в сборах Макинтоша в меньшем количестве, по сезонам заметно не изменялась, хотя такие изменения, как было показано выше, позволяют животным возвращаться к берегам Антарктиды. К этим видам относились копепода Pleuromamma robusta и эвфаузииды Euphausia triacantha и E. frigida. Однако другие исследования показали, что у этих трех видов зоопланктона, как и у многих других, суточные вертикальные миграции резко выражены. Pleuromamma robusta, например, обитает днем на сравнительно больших глубинах — примерно 500—700 м, однако совершает суточные вертикальные миграции огромной амплитуды, поднимаясь ночью в верхние 50—100 м [551]. Эвфаузииды также совершают суточные миграции с амплитудой по крайней мере 200 м. Следовательно, возможно, что эти виды, вместо того чтобы компенсировать поверхностный

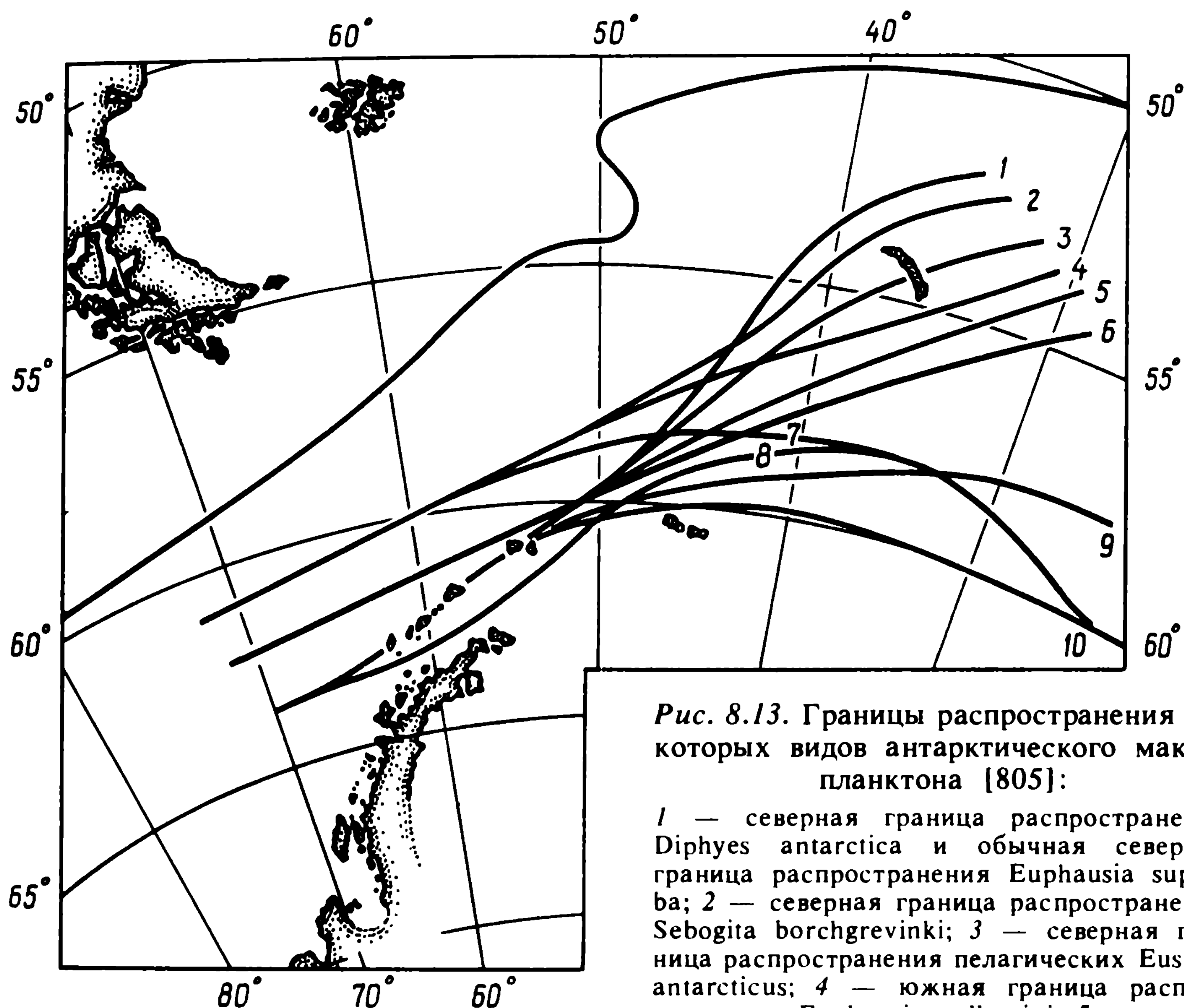


Рис. 8.13. Границы распространения некоторых видов антарктического макропланктона [805]:

1 — северная граница распространения Diphyes antarctica и обычная северная граница распространения Euphausia superba; *2* — северная граница распространения Sebogita borchgrevinki; *3* — северная граница распространения пелагических Eusirus antarcticus; *4* — южная граница распространения Euphausia vallentini; *5* — северная граница распространения Auricularia antarctica; *6* — южная граница распространения Euphausia triacantha; *7* — южная граница распространения Candacia sp.; *8*— —южная граница распространения Limacina balca; *9* — южная граница распространения Calanus simillimus; *10* южная граница распространения Pleuromamma robusta и северная граница распространения Haloptilus ocellatus

дрейф сезонными изменениями глубины, дрейфуют ночью на север в поверхностных слоях, а днем — на юг в теплых глубинных водах.

Границы распространения зоопланктонных видов, большинство из которых циркумполярны, частично, несомненно, обусловлены не только этой циркуляцией, но и общим западным дрейфом антарктических вод под влиянием Восточно-Антарктического течения (течения Восточных ветров) и восточным дрейфом с течением Западных ветров (эти течения разделены Антарктической дивергенцией примерно на 68° ю. ш.) [423]. Сохранение основной части зоопланктонного сообщества в пределах весьма обширной области — моря Уэдделла — также связано со сложной циркуляцией вод. Макинтош [805] описал зоопланктонные сообщества Антарктики (рис. 8.13) и указал ареалы некоторых южных видов из разных таксонов (эвфаузииды, копеподы, хетогнаты).

Как видно из рис. 8.14, важно различать крайние широтные пределы распространения видов и область, в которой вид нормально существует и активно размножается. Достаточно ясная картина основных течений Южного океана определяет границы водных масс,

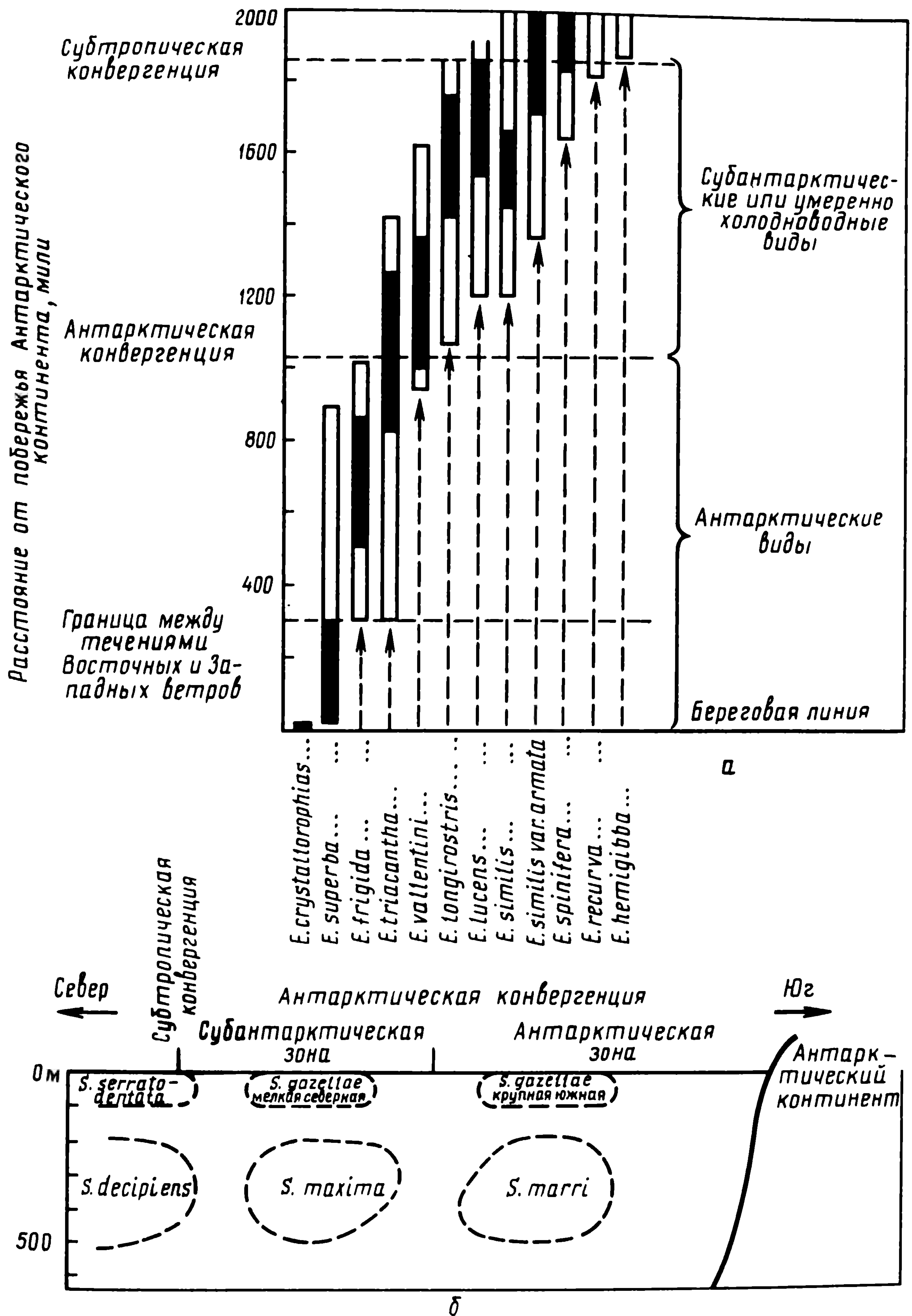


Рис. 8.14. Смена видов Euphausia от побережья Антарктиды на север; каждый вид распространен циркумполярно, черными столбиками показан пояс распространения основной части популяции в пределах ареала (*а*), диаграмма относительного расположения центров концентрации южных видов Sagitta летом (*б*) [808]

в которых размножающаяся популяция данного вида способна конкурировать с родственными видами. В качестве примера можно привести описание Бродским [192] хорошо очерченного распространения двух циркумполярных антарктических копепод — Calanus propinquus и Calanoides acutus. Оба вида распространены от Антарктической конвергенции до материка.

У Calanus simillimus ареал шире: от Антарктической дивергенции до 45 или 50° ю. ш. или даже до Субтропической конвергенции (около 40° ю. ш.).

Calanus australis и Calanus tonsus распространены в водах Субантарктики примерно от 50—55° до 35—40° ю. ш. Другой пример относится к хетогнатам Южного океана. Дейвид [320, 321] указывает, что Субтропическая конвергенция служит границей между субтропическими видами и видами высоких широт. Он считает, что фауна Южного океана включает семь экзотических видов, которые частично проникают в холодные воды, но обычно встречаются в субтропических водах. Из них только два регулярно отмечаются в субантарктических водах (Sagitta serratodentata и S. decipiens), но они никогда не проникают в Антарктику. Четыре вида хетогнат встречаются и в других районах Мирового океана: S. macrocephala — глубоководная форма; Heterokrohnia mirabilis — также глубоководный, но редкий вид; S. maxima — вид, встречающийся в более высоких северных широтах на промежуточных глубинах; Eukrohnia hamata — преимущественно поверхностная форма в высоких широтах, настоящий космополит. В Южном океане встречаются только три эндемика: S. gazellae — циркумполярная приповерхностная форма, распространена от Субтропической конвергенции до континентального склона, но в основном в Субантарктике; S. marri также циркумполярна на промежуточных глубинах, максимума обилия достигает в Антарктике; Eukrohnia bathyantarctica — глубоководный вид (см, рис. 8.14).

Зоопланктон Южного океана включает несколько широко распространенных видов, которые, однако, делятся на расы с самостоятельными ареалами. Дейвид [318] описал две расы Sagitta gazellae — к северу и югу от Антарктической конвергенции. Политипичным видом может быть и Eukrohnia hamata [193]. Выявление подвидов или рас у так называемых видов-космополитов из разных районов Мирового океана — заслуга в основном Бродского, Шувалова, Флеминджера и др. Утверждать, что видов-космополитов не существует, нельзя. Но во всяком случае их мало, и дальнейшие исследования могут выявить наличие подвидовых популяций у многих широко распространенных форм.

ГРУППИРОВКИ ВИДОВ И ДАННЫЕ РЕГИСТРАЦИИ ПЛАНКТОНА

Широко распространенные виды могут быть разделены на более или менее обособленные популяции, не имеющие явных морфологических различий. Это подтверждают обширные данные, накопленные с помощью непрерывного регистратора планктона. Гловер [490] под-

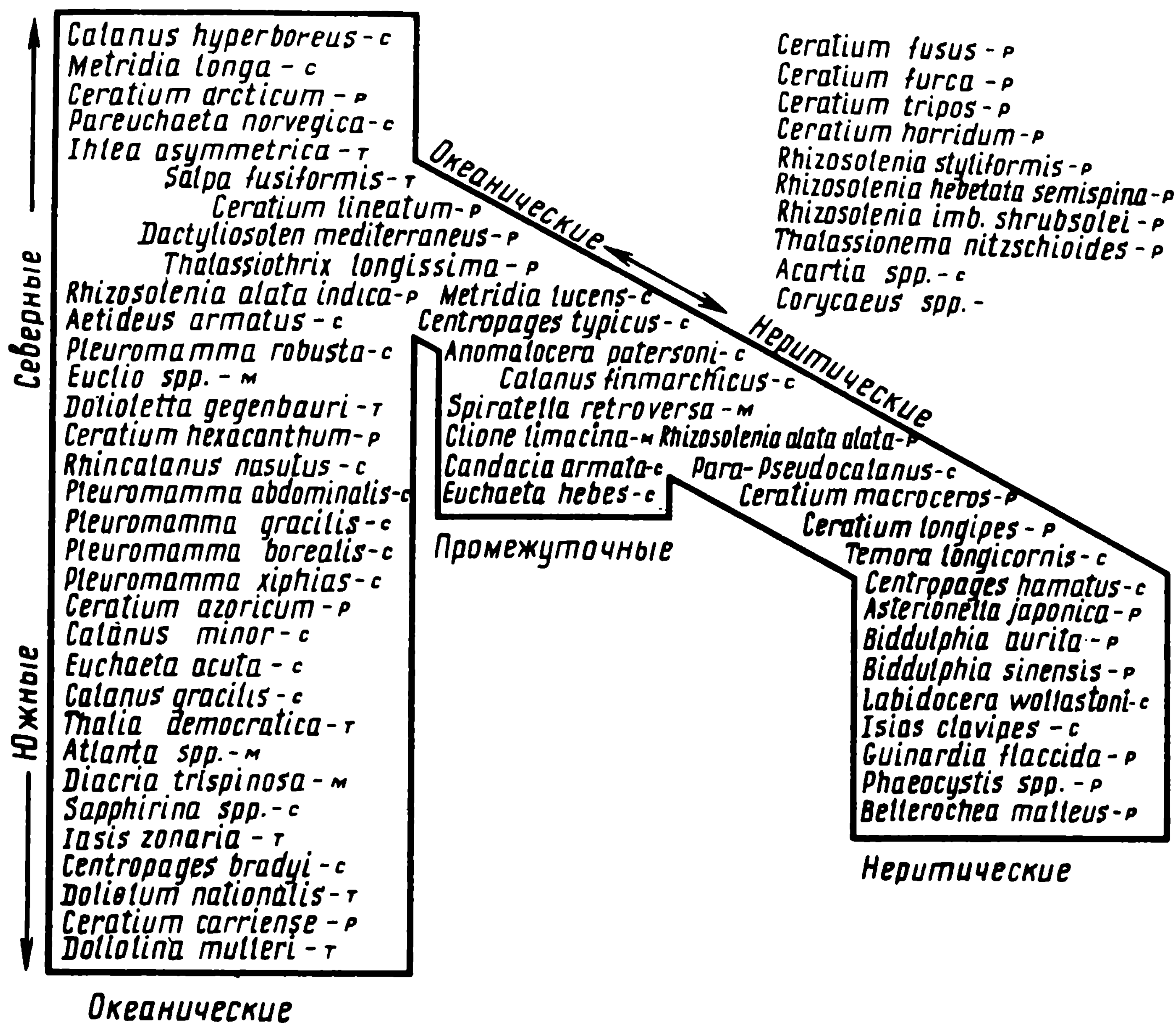


Рис. 8.15. Серии распространения, построенные на основе визуального изучения карт планктонного атласа.

Виды расположены по принципу наибольшего сходства распространения соседних видов. *р* — фитопланктон; с — копеподы; м — моллюски; т — туникаты [255]

черкивает значение исследований с помощью непрерывного регистратора планктона в связи с практической трудностью постоянного сбора зоопланктона на больших площадях в течение длительного времени, необходимого для определения границ распространения видов и их связи с водными массами.

Оценить действительную изменчивость планктонных популяций во времени и пространстве трудно. Гловер описывает методы анализа сборов непрерывным регистратором планктона, накопленных за многие годы на протяженных разрезах через океан. Оценка планктонных популяций может быть выполнена по стандартной основе — прямоугольником со сторонами 1° по широте и 2° по долготе; информация, основанная на учете обилия видов, более ценна, чем данные об их наличии или отсутствии. Эти данные в большей мере отражают баланс видов между основными планктонными компонентами, чем наличие видов, которые можно считать редкими. Несмотря на сезонные и годовые колебания обилия видов, изучение атласов распространения планктонных видов свидетельствует, что организмы можно сгруппировать по сходству или различию их

распространения (рис. 8.15). Основные группы составляют океанические и неритические сообщества и группа промежуточных видов. Океанические виды также могут быть сгруппированы в зависимости от их более южного (тепловодного) и более северного (холодноводного) распространения. Так, для копепод, составляющих значительную часть проб непрерывного регистратора планктона, можно выделить следующие группы:

1) океаническая группа, с юга на север: такие виды, как Centropages bradyi, Sapphirina, Calanus gracilis, Euchaeta acuta, Calanus minor, четыре вида Pleuromamma, Rhincalanus, Pleuromamma robusta, Pareuchaeta norvegica, Calanus hyperboreus, Metridia longa. Наибольшее количество этих видов отмечается за пределами изобаты 200 м, т. е. вне континентального шельфа;

2) промежуточная группа: особенно Calanus finmarchicus в прибрежной Атлантике и северной части Северного моря, но проникающий и в Норвежское море. Некоторые виды (Candacia, Metridia lucens и Centropages typicus) встречаются дальше от берега. Paracalanus, Pseudocalanus и Temora обычно отмечаются ближе к берегу, их сменяет Centropages hamatus — более строго неритический вид;

3) неритическая группа: Labidocera и Isias, сменяемые упомянутыми выше Centropages hamatus и Temora.

Коулбрук [255] для более критического изучения данных о степени сходства и распространения видов применил вариант многомерного анализа (метод главных компонент) к материалам по 22 видам зоопланктона из восточной части Северной Атлантики и Северного моря. Как подчеркивает Гловер [490], этот анализ основан на материалах, собранных примерно на горизонте 10 м, и отнесен к среднегодовым значениям; сезонные изменения не рассматривались. Коэффициенты корреляции между всеми парами видов были рассчитаны по стандартизированным данным, полученные результаты сведены в корреляционную матрицу. При анализе данных по географическому распространению возможных групп оказалось, что у копеподы Acartia clausi корреляция с видами матрицы низка, но этот вид представлен двумя популяциями соответственно в Северном море и Атлантике. Они были проанализированы порознь и включены в матрицу (рис. 8.16).

Аналогичным образом Calanus finmarchicus s. l. был разделен на C. finmarchicus s. str. и C. helgolandicus. Результаты анализа главных компонент свидетельствуют, что в группу входят пять группировок видов со сходным распространением и существенными различиями между группировками. На рис. 8.17 приведено географическое распространение этих группировок, а сопоставление с рис. 8.15 показывает, как можно связать их географическое положение с полученным ранее распределением видов в планктонном атласе. «Промежуточная» группа разделена по широте.

Анализ Коулбрука [255] показал, что 65% различий приходится на долю трех компонент. Он считает, что этими компонентами являются поверхностная соленость, температура (включая среднюю и колебания за сезон развития планктона, а также влияние темпе-

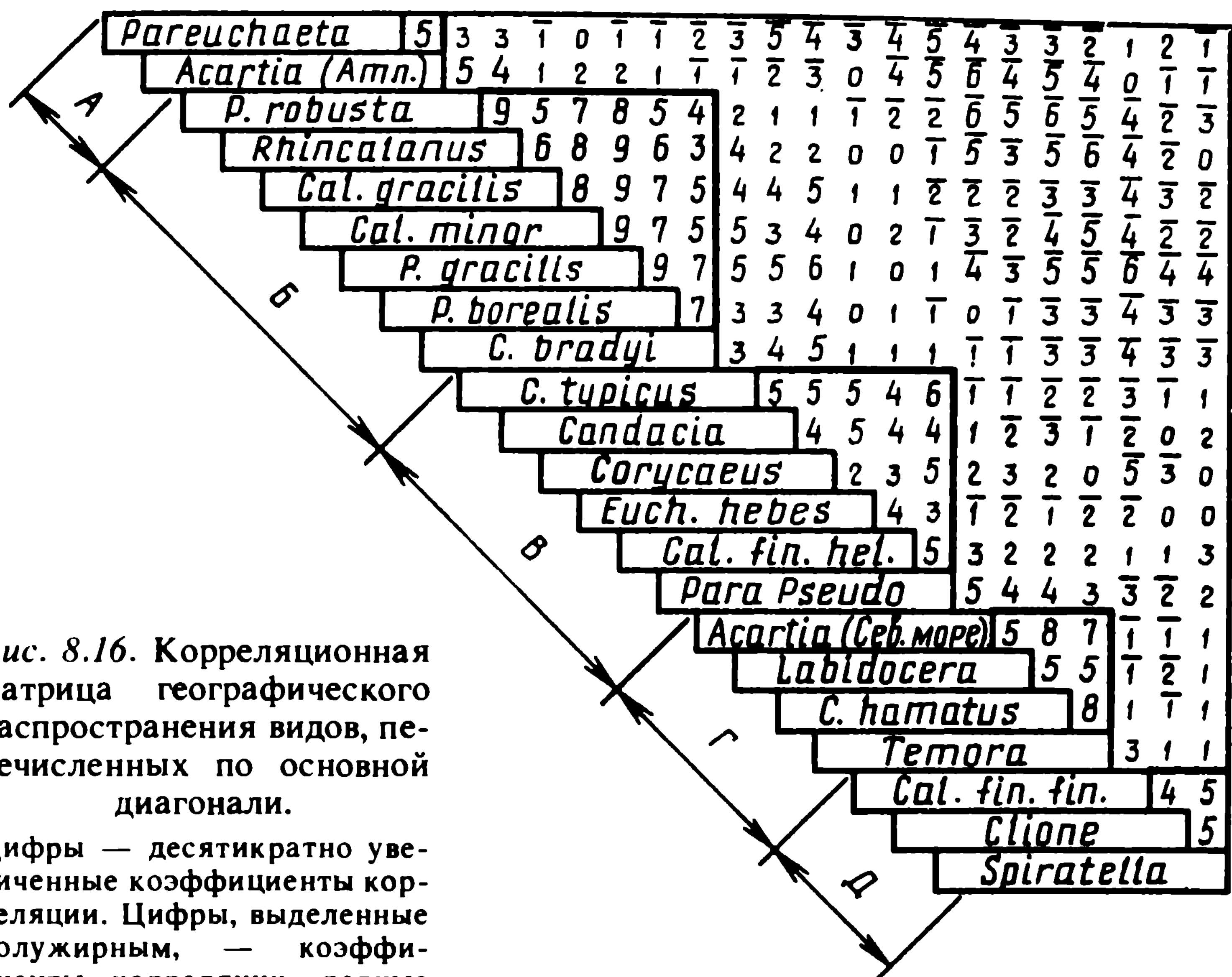


Рис. 8.16. Корреляционная матрица географического распространения видов, перечисленных по основной диагонали.

Цифры — десятикратно увеличенные коэффициенты корреляции. Цифры, выделенные полужирным, — коэффициенты корреляции, равные и превышающие 0,4; остальные — от ±0,3 до —0,3; отрицательные коэффициенты корреляции выделены курсивом. Группы видов разделены косыми линиями и обозначены буквами от А до Д; корреляции в каждой группе очерчены жирными линиями. Коэффициенты корреляции для видов, не включенных в анализ компонент, приведены в прямоугольнике над треугольной матрицей [255]

ратуры на вертикальную стабильность) и смешение океанических и неритических вод. Последняя компонента может включать несколько факторов. У видов северной океанической группы прослеживается тенденция к увеличению численности в холодных водах с узким диапазоном температур; южная океаническая группа многочисленна в водах высокой солености. Обе промежуточные группы встречаются в смешанных водах, однако их численность по-разному зависит от температуры и солености. Неритическая группа обильна в теплых прибрежных водах низкой солености. Коулбрук считает, что вторая компонента недоучитывалась в предшествующих исследованиях планктона, а также в работе Расселла [1195] по распространению планктона. Выделение географически обособленных, но морфологически неразличимых популяций Acartia clausi и, возможно, других видов планктонных животных (Corycaeus anglicus, Metridia lucens) интересно в связи с предыдущими заключениями о существовании у зоопланктона различных рас и вариететов. Эти популяции, вероятно, представляют собой более или менее изолированные группы, специально приспособленные к несколько различающимся

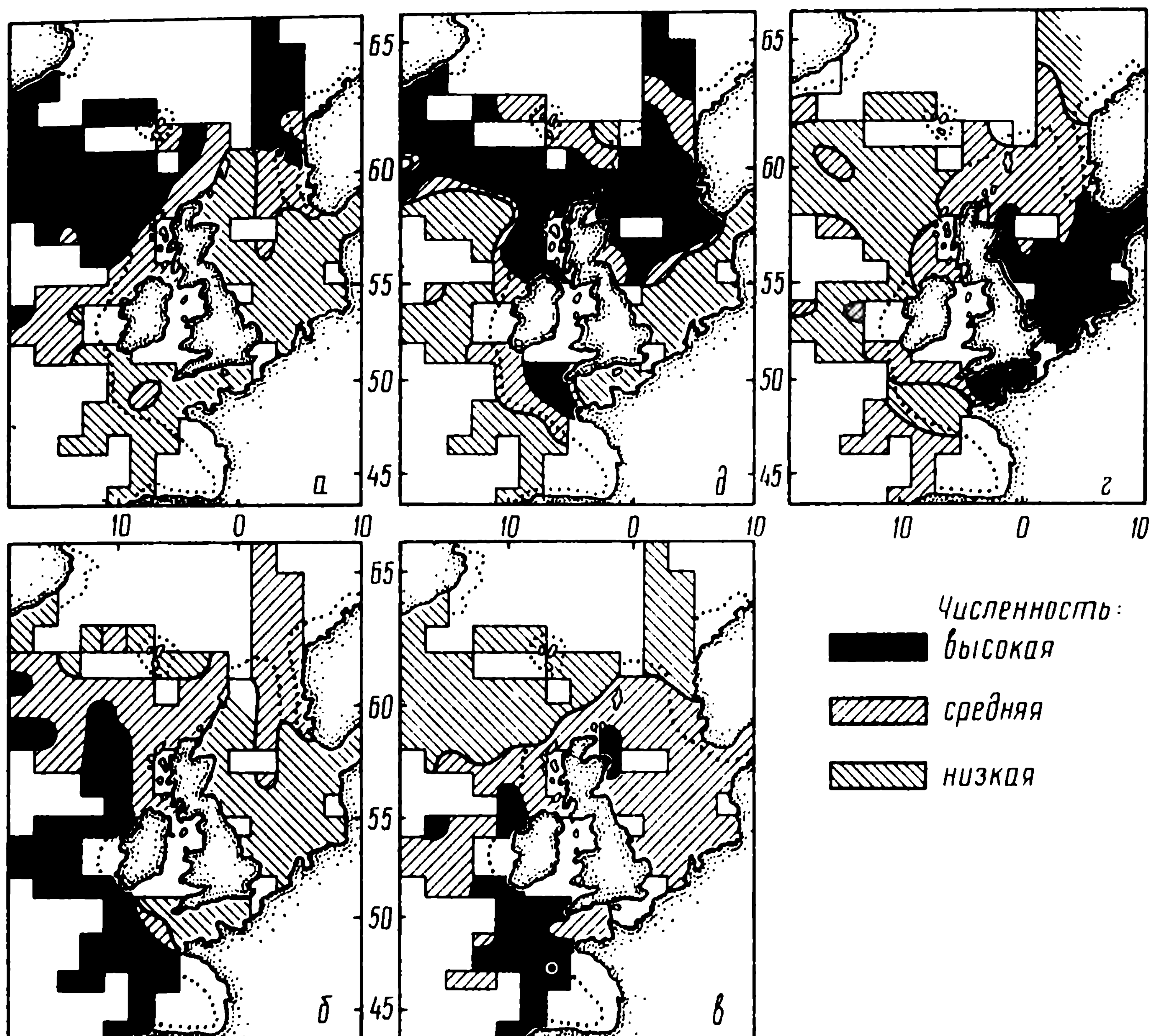


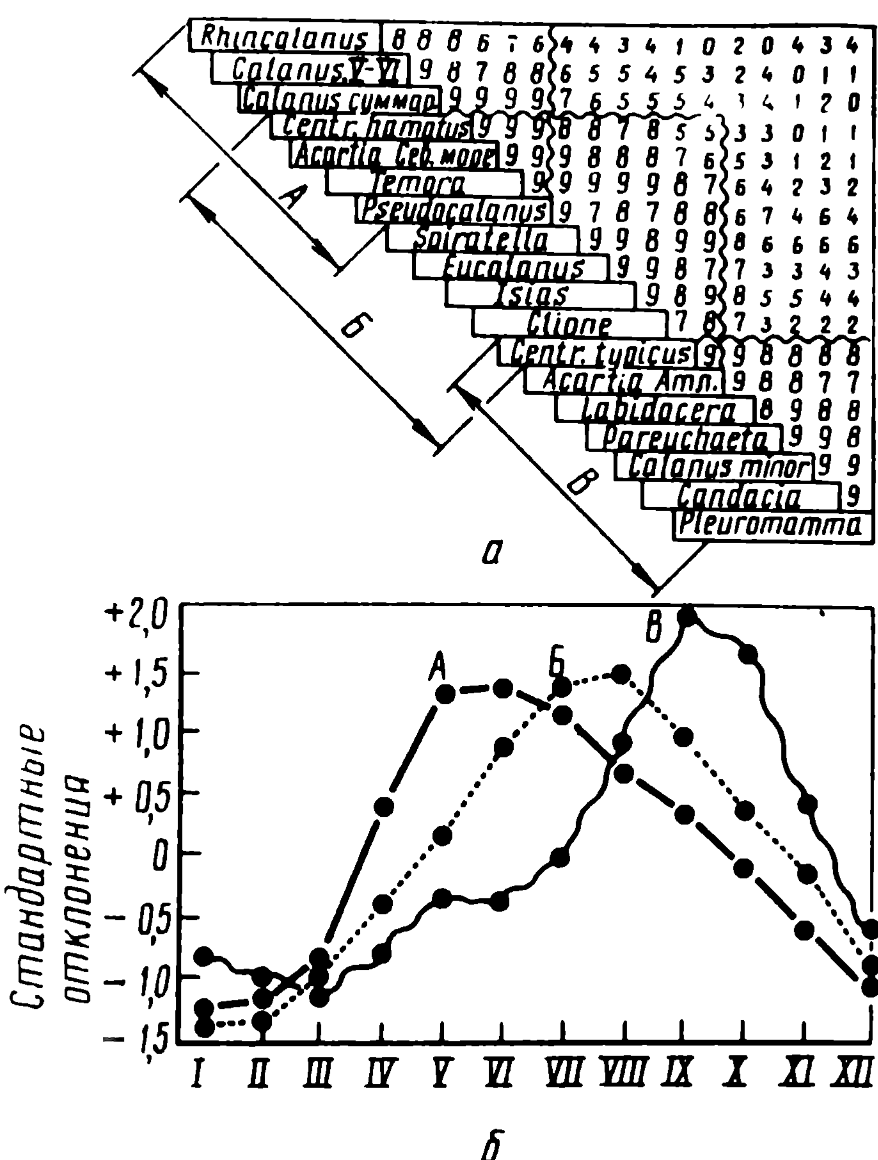
Рис. 8.17. Схемы географического распространения групп видов. Интенсивность штриховки обозначает численность [255]:

а — северная океаническая группа; *б* — южная океаническая группа; *в* — южная промежуточная группа; *г* — неритическая группа; *д* — северная промежуточная группа

условиям среды. Ясно, сколь важно знать, различаются ли эти популяции генетически.

В дальнейшем Коулбрук [255] рассчитал среднемесячные изменения численности 18 видов зоопланктона за 1948—1962 гг. для всех районов, устранив, таким образом, региональные и межгодовые колебания. После стандартизации сезонных колебаний для устранения различий, вызываемых постоянной более высокой численностью некоторых видов, были рассчитаны коэффициенты корреляции для всех возможных пар сезонных циклов. Составление корреляционной матрицы показало существование трех перекрывающихся групп с высокими коэффициентами корреляции в каждой группе и низкими — между группами. Каждая группа имела свой сезонный цикл (рис. 8.18): группа А имела пик в мае или июне; группа Б — несколько позднее (примерно в июле — августе), а группа В — после всех (примерно в сентябре). Коулбрук и Робинсон [255] показали сходство географических циклов фитопланктона и копепод по времени и продолжительности, хотя сезонные циклы фитопланктона значительно более изменчивы. Численность копепод,

Рис. 8.18. Корреляционная матрица средних сезонных циклов численности 18 видов зоопланктона (*а*) (цифры — десятикратно увеличенные коэффициенты корреляции) и графики стандартизованных средних сезонных циклов численности каждой из трех приведенных в матрице *А* групп видов (*б*) [490]



вероятно, в значительной степени зависит от времени весеннего цветения фитопланктона.

Сезонные циклы некоторых видов зоопланктона в разных районах значительно различаются, и, хотя это отчасти связано с региональными колебаниями условий среды, имеются веские доводы в пользу существования у них обособленных популяций (см. выше). В связи с этим целесообразно исследовать сезонные и межгодовые колебания таких видов на протяжении значительного времени и в разных районах. Изучение птероподы Limacina (Spiratella) retroversa показало, что обособленные популяции, обитавшие в двух районах вблизи Британских островов — С2 (Северное море) и С5 (Атлантика), нерезко различались по численности в 1948—1952 гг., хотя сезонная динамика численности не была идентичной. Однако, начиная с 1954 г., между двумя популяциями стали наблюдаться значительные различия. Атлантическая популяция становилась все малочисленнее, а у североморских Limacina время наступления пика обилия и его величина оставались прежними, хотя в 1962 г. численность уменьшилась. Несмотря на то что Коулбруку и Робинсону не удалось выяснить причин наблюдавшихся различий, такие исследования проливают свет на важность длительного изучения колебаний. Возможно, в Антлантике изменились условия среды, а Limacina оказалась не настолько к ним приспособлена, чтобы продолжать эффективно размножаться.

Данные, полученные с помощью непрерывного регистратора планктона, могут быть использованы и для сравнения результатов изучения водных масс и видов-индикаторов. Бейнбридж [5] обобщил известные данные по распространению хетогнат в северо-восточной Атлантике (рис. 8.19). Sagitta setosa — неритический вид, особенно частый на юге Северного моря. Sagitta elegans можно было бы назвать промежуточным типом, распространенным над шельфом и разделяющимся на две группы — на подходах к Ла-Маншу и на севере Северного моря (до некоторой степени распространяется и к югу). Два вида можно считать океаническими — Sagitta serratodentata практически встречается только за пределами шельфа,

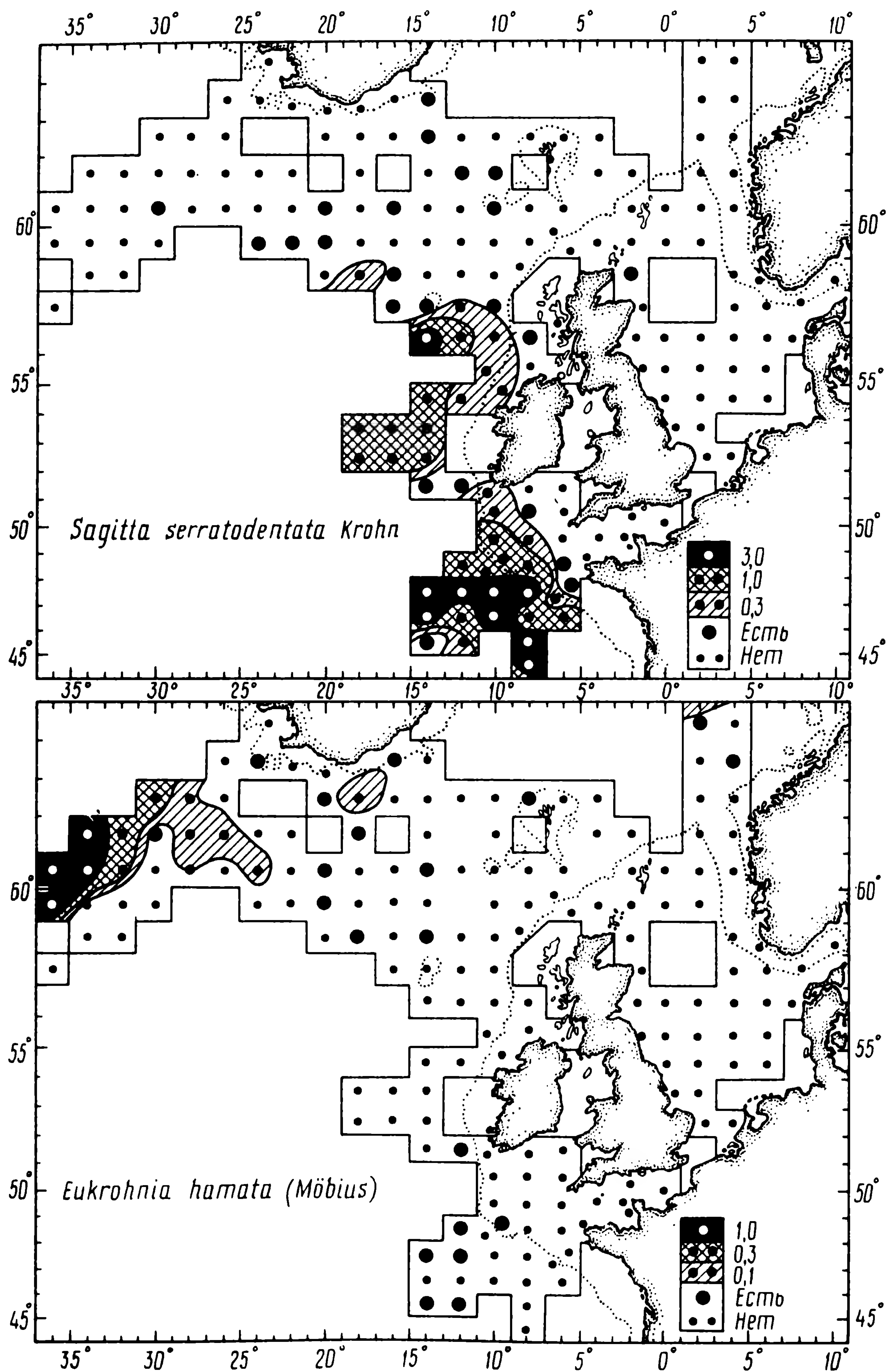
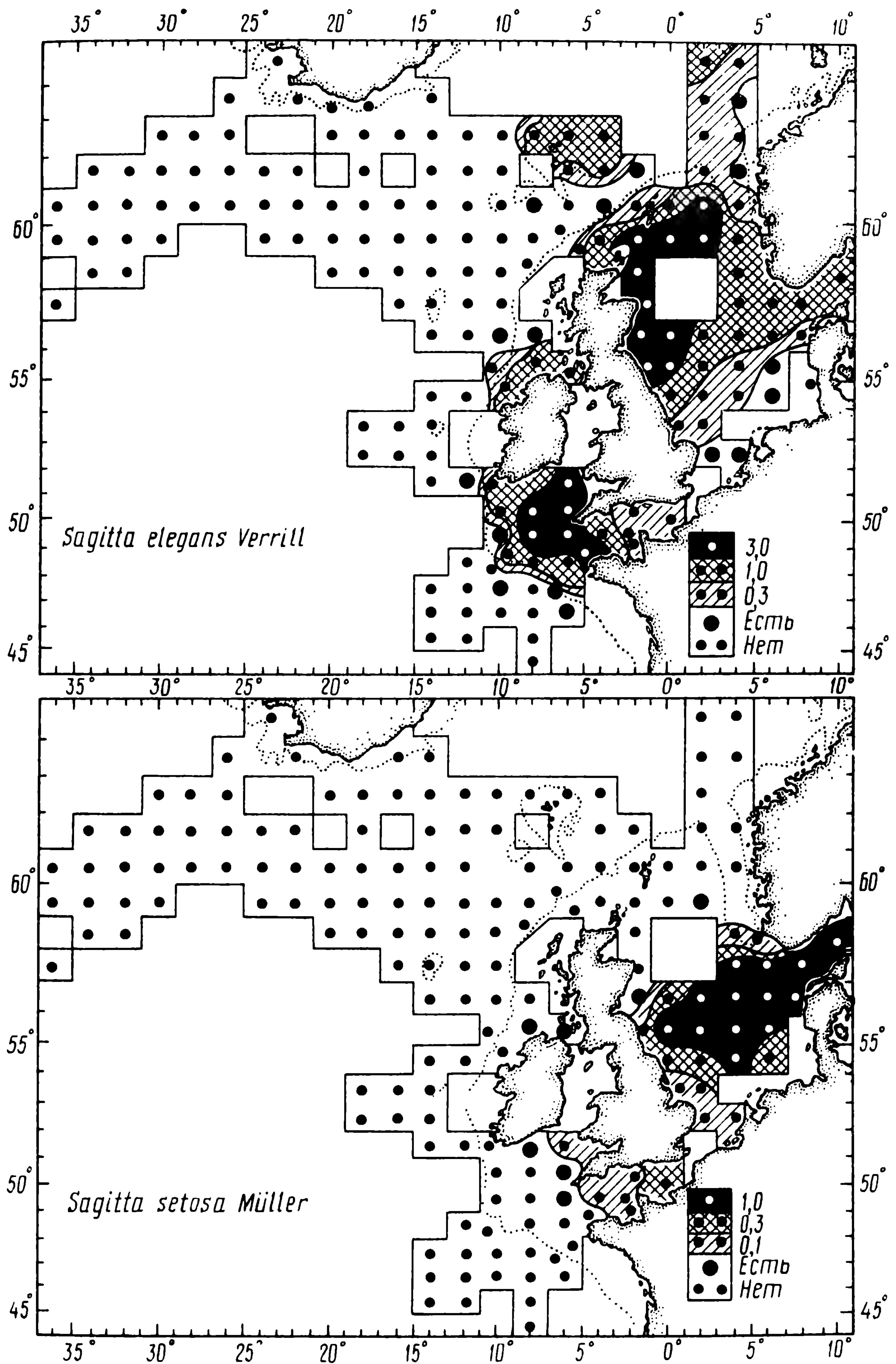


Рис. 8.19. Распространение на горизонте 10 м четырех видов хетогнат в основном

Цифры возле условных обозначений — средняя



районе исследований, определенное с помощью непрерывного регистратора планктона в 1958–1960 гг.

численность на пробу (примерно 3 м³) [51]

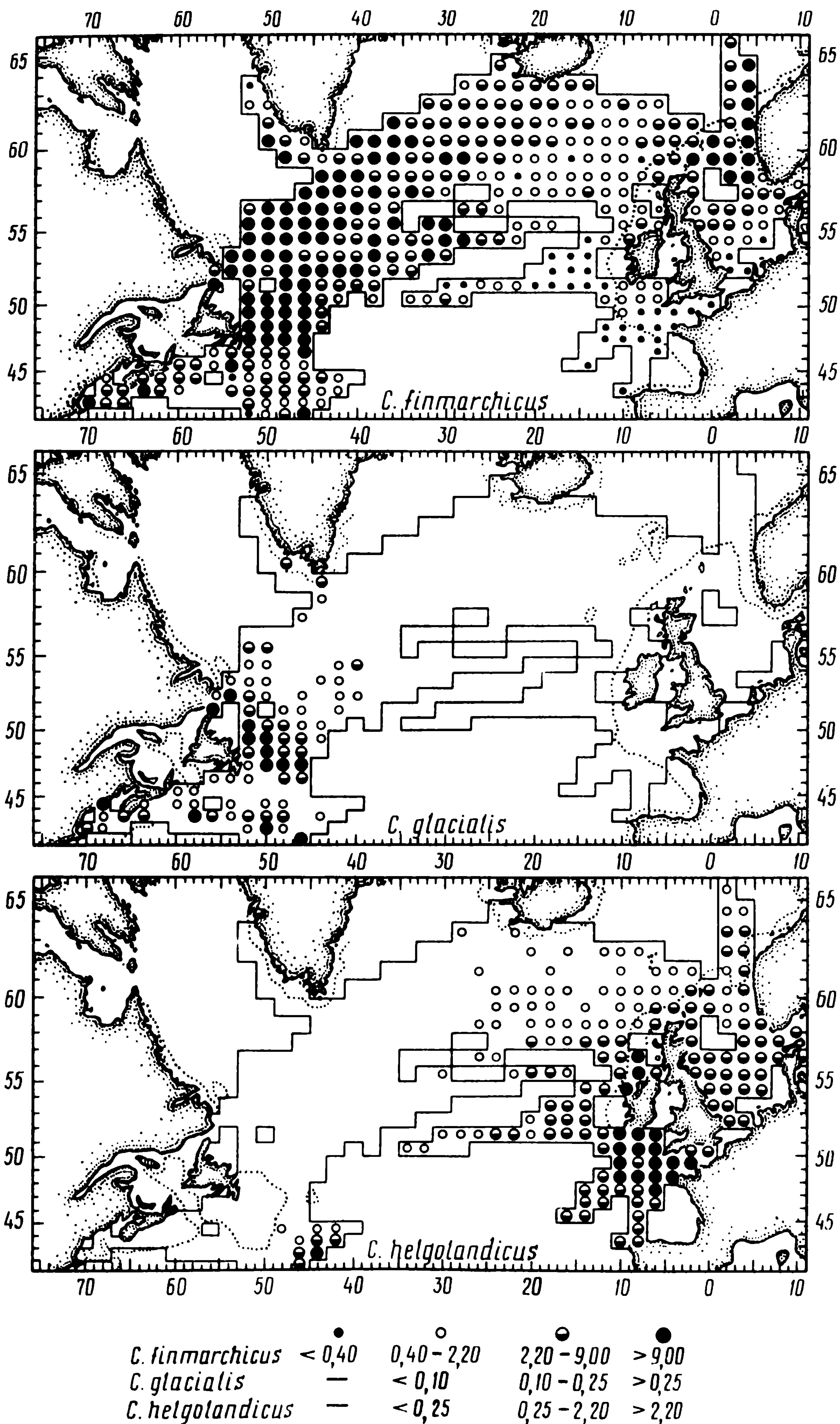


Рис. 8.20. Распространение взрослых и копеподитов V стадии Calanus finmarchicus s. str., C. helgolandicus и C. glacialis на горизонте 10 м. Цифры — среднее число экземпляров в пробе (примерно 3 м³) [862]

к юго-западу и западу от Британских островов, а Eukrohnia hamata — главным образом в Ирмингеровом море. К сравнительно редким видам (все они океанические) относятся Sagitta maxima (южнее Исландии), S. lyra и S. hexaptera (западнее Британских островов).

Меттьюс [861, 862] использовал данные непрерывного регистратора планктона для исследования пространственного разделения видов Calanus в Северной Атлантике. Он считает, что биометрическое исследование подтверждает существование двух видов — C. finmarchicus s. str. и C. helgolandicus, обособленных морфологически, несмотря на некоторое перекрывание районов размножения. Выделение C. glacialis в самостоятельный вид, согласно Меттьюсу, менее достоверно, поскольку некоторые из описанных морфологических различий могут зависеть от размера. Однако это никоим образом не дискредитирует успешное использование C. glacialis в качестве индикатора арктических вод.

Меттьюс показал, что данные непрерывного регистратора планктона могут быть использованы для изучения географического распространения. C. finmarchicus, C. helgolandicus и C. glacialis, даже если рассматриваются только старшие копеподитные стадии (V и VI). Из рис. 8.20 видно, что хотя C. finmarchicus встречается почти по всему исследованному району, основной центр его обилия расположен к югу от Гренландии и к востоку от Лабрадора и Ньюфаундленда, а второй центр находится в Норвежском море и на севере Северного моря. В юго-восточной части Северной Атлантики (в районе Бискайского залива) его распространение ограничено. C. glacialis на западе океана встречается главным образом у юго-восточного Лабрадора и на северном склоне Большой Ньюфаундлендской банки, т. е. в основном в местах влияния Лабрадорского течения и его круговоротов. На этом и основано его использование в качестве индикатора арктических вод. C. helgolandicus встречается главным образом восточнее и юго-восточнее Британских островов, причем к западу от Ирландии и Шотландии его численность снижается, а C. finmarchicus — возрастает. Этот вид встречается также в океанских районах Западной Атлантики у края Гольфстрима. Время появления и наступления основного периода повышения численности у этих трех видов также связано с районом обитания. Популяции C. helgolandicus и C. glacialis должны были бы тесно соседствовать только юго-восточнее Большой Ньюфаундлендской банки, где встречаются воды совершенно разного происхождения. Однако ареалы

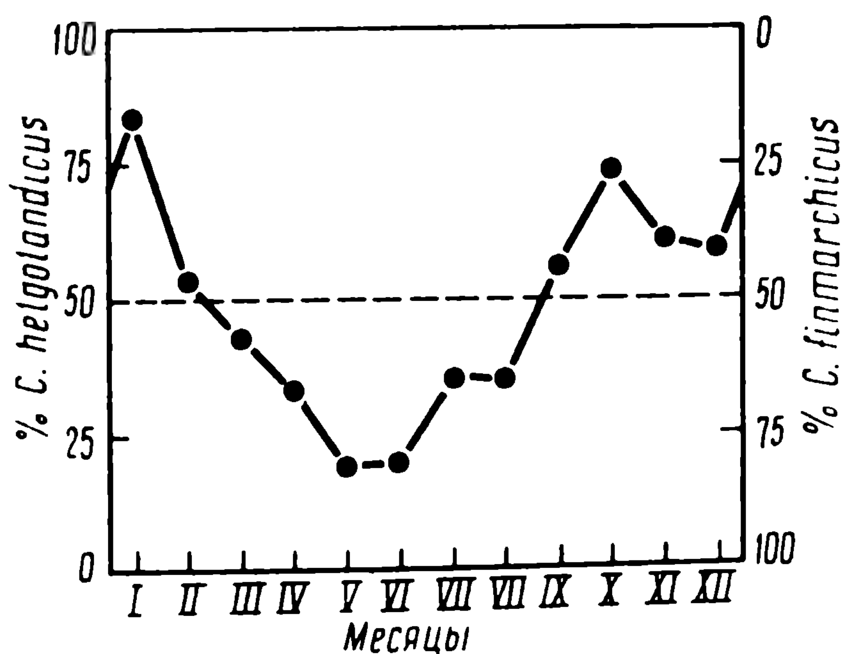


Рис. 8.21. Изменения на протяжении года процентного соотношения между C. finmarchicus s. str. и C. helgolandicus в юго-западной части Северного моря [862]

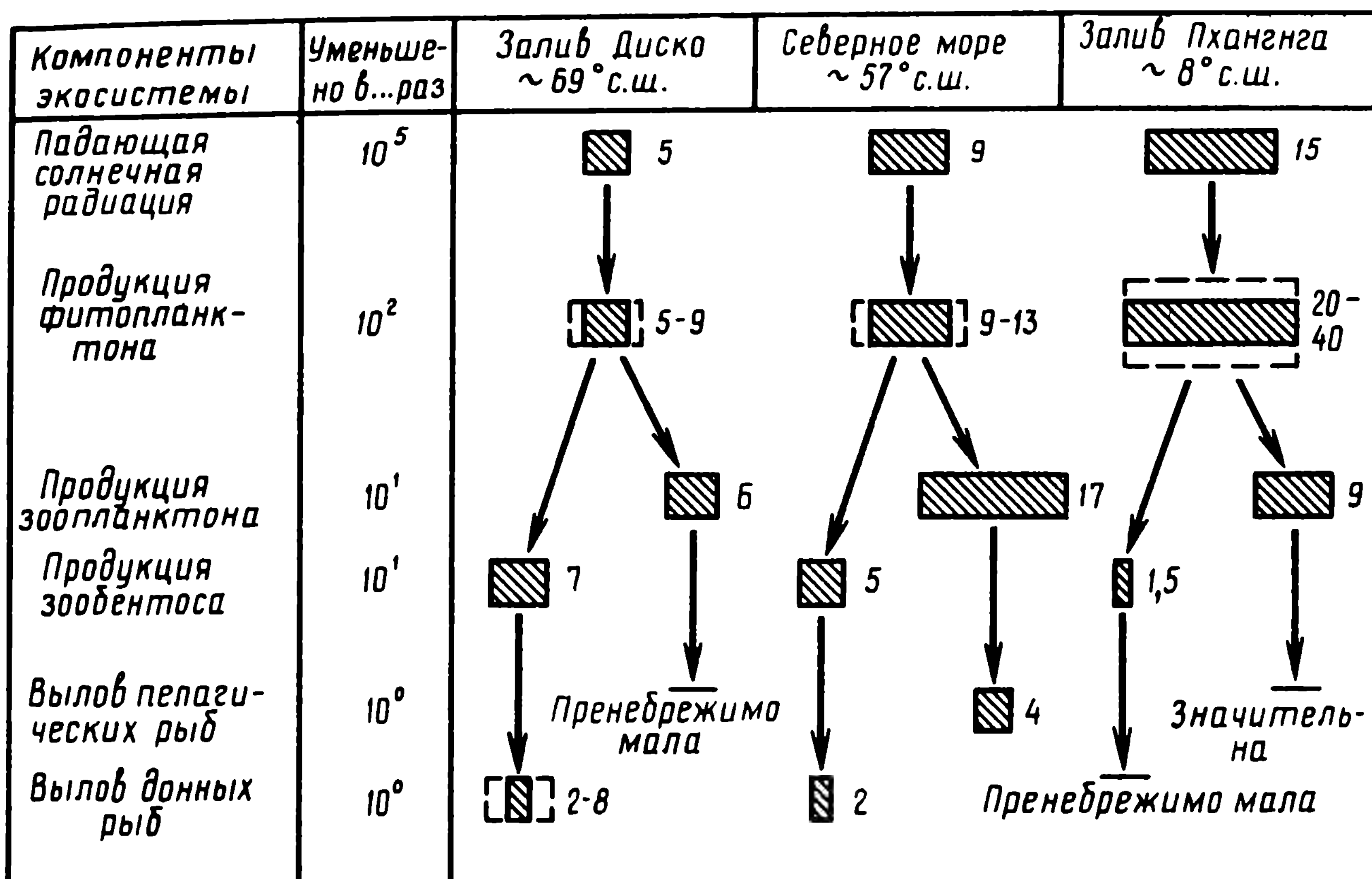


Рис. 8.22. Величины падающей солнечной радиации, продукции фитопланктона, вторичной продукции зоопланктона и бентоса и уловы рыбы в заливе Диско, в Северном море и заливе Пхангнга. Все величины — в ккал/($м^2$ · год).

C. finmarchicus и C. helgolandicus могут перекрываться там, где сезонные изменения обеспечивают благоприятную среду сначала для одного, а потом для другого вида. Поскольку общее распространение любого вида шире района его успешного и максимального размножения, в Северном море и у западного побережья Британских островов должна наблюдаться разница в интенсивности размножения C. finmarchicus и C. helgolandicus в зависимости от незначительного сезонного изменения условий среды, т. е. настоящая сезонная сукцессия.

На рис. 8.21 показано изменение процентного соотношения этих двух видов в зависимости от сезона; он иллюстрирует изменение популяций зоопланктона скорее в зависимости от местных климатических (сезонных) изменений, чем от смены водных масс, разве что изменения потоков зависят от сезона. Однако многолетние наблюдения показывают, что у этих двух видов не только весеннее увеличение численности происходит в разное время, но и продолжительность максимального периода обилия различна. У C. helgolandicus этот период короче и более изменчив.

Хепнер, Петерсен и Кертис [616] сделали попытку сравнить биологическую продуктивность в Субарктике (Западная Гренландия), умеренной (Северное море) и тропической зонах (залив Пхангнга, Таиланд) (рис. 8.22). Они отметили, что относительная доля зоопланктона и бентоса в экосистеме зависит от широты; зоопланктон — основное пищевое звено в тропиках, в то время как в высоких широтах роль бентоса столь же велика. Высокие скорости метаболизма

тропического фитопланктона и растительноядного зоопланктона могут приводить к рассеиванию аккумулированной энергии и таким образом уменьшать ее количество, передаваемое к другим трофическим группам. Пониженная скорость обмена в высоких широтах обеспечивает более стабильный пищевой запас для донных фильтраторов и детритофагов, что повышает их роль в переносе энергии на высшие трофические уровни.

Выявление факторов, обусловливающих длительные изменения фауны зоопланктона в любом районе, связано с очевидными трудностями. Помимо любых длительных климатических изменений и их возможного косвенного влияния на течения, а также прямого воздействия на зимующие популяции, на качественные и количественные характеристики планктона могут влиять такие факторы, как изменения водных масс, генетические и фенотипические вариации самого зоопланктона и биологической среды («качества» водной массы), включая ее биологическую историю.

Сложность физических и биологических связей и их влияния на экосистему пелагиали неоспорима. Непрерывное исследование и накопление данных по всему Мировому океану, дополненное экспериментами малого масштаба, может способствовать построению более точных математических или компьютерных моделей. Стил [1289] считает, что исследования пятнистости распространения зоопланктона могут до некоторой степени объяснить пространственную и временную изменчивость распределения зоопланктонных сообществ.

Необходимость проведения длительных исследований с применением стандартных методов сбора очевидна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ackefors, H. (1965) *Ophelia* **2**, 269—280.
2. Ackefors, H. (1971) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **7**, 51—70.
3. Adams, J. A. and J. H. Steele (1966) In H. Barnes (Ed.), *Some contemporary studies in Marine Science*. George Allen & Unwin; London, pp. 19—35.
4. Adler G. and P. Jesperson (1920) *Meddr. Komm. Danm. Fisk -og Havunders. Serie Plankton* **2**, 1—45.
5. Ahlstrom, E. H. (1959) *Fishery Bulletin*, **60**.
6. Ahlstrom, E. H. (1961) *Rapp. P-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **150**, 169—176.
7. Ahlstrom, E. H. (1965) *CALCOFI Repts.* **10**, 31 pp.
8. Ahlstrom, E. H. (1966) *U. S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish*, **534**, 71 pp.
9. Ahlstrom, E. H. (1969) *CALCOFI Atlas*, **11**, pp. 1—187.
10. Ahlstrom, E. H. (1972) *CALCOFI Atlas*, **17**, pp. 1—396.
11. Ali Khan, J. (1976) *Mar. Biol.* **37**, 305—324.
12. Alldredge, A. L. (1972) *Science* **177**, 885—887.
13. Alldredge, A. L. (1976a) *Mar. Biol.* **38**. 29—39.
14. Alldredge, A. L. (1976b) *Limnol. Oceanogr.* **21**, 14—23.
15. Allen, J. A. (1966) *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **4**, 247—265.
16. Allen, J. A. and M. R. Garrett (1972) *Comp. Biochem. Physiol.* **41A**, 307—317.
17. Allen, J. A. and R. S. Scheltema (1972) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **52**, 19—31.
18. Allewein, J. (1968) *Ophelia* **5**, 207—214.
19. Alvarez, V. and J. B. L. Matthews (1975) *Sarsia* **59**, 67—78.
20. Alvarino, A. (1962) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **8**, 1—50.
21. Alvarino, A. (1965) *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **3**, 115—194.
22. Alvarino, A. (1967) *Pacific Science* **21**, 474—485.
23. Alvarino, A. (1968) *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. Mexico* **39**, 41—76.
24. Alvarino, A. (1971) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **16**, 1—432.
25. Anderson, O., R. M. Spindler, A. W. H. Bé and CH. Hemleben (1979) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **59**, 791—799.
26. Andrews, K. J. H. (1966) *Discovery Rep.* **34**, 117—162.
27. Angel, M. V. (1968) *Sarsia* **34**, 299—312.
28. Angel, M. V. (1969) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **49**, 513—515.
29. Angel, M. V. (1970) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **50**, 731—736.
30. Angel, M. V. (1979) *Progr. Oceanogr.* **8**, 3—124.
31. Angel, M. V. and M. J. R. Fasham (1975) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **55**, 709—737.
32. Angelino, M. I. and N. Della Croce (1975) *Cah. Biol. Mar.* **16**, 551—558.
33. Anraku, M. (1964a) *Limnol. Oceanogr.* **9**, 46—60.
34. Anraku, M. (1964b) *Limnol. Oceanogr.* **9**, 195—206.
35. Anraku, M. and M. Omori (1963) *Limnol. Oceanogr.* **8**, 116—126.
36. Arashkevich, Y. G. (1977) *Oceanology* **17**, 466—469.
37. Arashkevich, Y. G. and A. G. Timonin (1970) *Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R.* **191**, 935—938.
38. Arashkevich, Y. G. and V. B. Tseytlin (1978) *Oceanology* **18**, 347—351.
39. Aravindakshan, P. N. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton*, NIO — UNESCO, Goa, 137—145.
40. Armitage, M. E. (1979) Ph. D. Thesis, University of Southampton.
41. Armitage, M. E., J. E. G. Raymont and R. J. Morris (1977) In M. Angel (Ed.) *A. Voyage of Discovery: George Deacon 70th Anniversary volume*. Pergamon Press; Oxford. pp. 471—481.
42. Armitage, M. E., J. E. G. Raymont and R. J. Morris (1978) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **35**, 146—163.

43. Aron, W., E. H. Ahlstrom, B. McK. Bary, A. W. H. Bé and W. D. Clarke (1965) *Limnol. Oceanogr.* **10**, 333—340.
44. Aurich, H. J. (1966) *Helgolander Wiss. Meeresunters* **13**, 246—274.
45. Austin, T. S. and V. E. Brock (1959) *Int. Ocean. Congress Preprints* A.A.A.S., Washington, 130—131.
46. Baan, S. M. Van der and L. B. Holthus (1969) *Nethl. J. Sea Res.* **4**, 354—363.
47. Baan, S. M. Van der and L. B. Holthus (1971) *Nethl. J. Sea Res.* **5**, 227—239.
48. Bailey, R. S. (1974) *Mar. Res. Dept. Agric. Fish. Scotland* **1**, 1—29.
49. Bainbridge, R. (1953) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **32**, 385—445.
50. Bainbridge, R. (1958) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **37**, 349—370.
51. Bainbridge, V. (1963) *Bull. Mar. Ecol.* **6**, 40—51.
52. Bainbridge, V. (1972) *Bull. Mar. Ecol.* **8**, 61—97.
53. Bainbridge, V. and J. Roskell (1966) in H. Barnes (Ed.) *Some Contemporary Studies in Marine Science*, Allen & Unwin, London, pp. 67—81.
54. Baker, A. de C. (1959) *Discovery Rep.* **29**, 309—340.
55. Baker, A. de C. (1970) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **50**, 301—342.
56. Bakke, J. L. W. (1977) *Sarsia* **63**, 49—55.
57. Bakke, J. L. W. and V. A. Valderhaug (1978) *Sarsia* **63**, 247.
58. Bakker, C. and N. de Pauw (1975) *Nethl. J. Sea Res.* **9**, 145—165.
59. Bamstedt, U. (1974) *Sarsia* **56**, 71—86.
60. Bamstedt, U. (1975) *Sarsia* **59**, 31—46.
61. Bamstedt, U. (1976) *Sarsia* **61**, 15—30.
62. Bamstedt, U. (1978) *Sarsia* **63**, 145—154.
63. Bamstedt, U. and J. B. L. Matthews (1975) *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.* H. Barnes (Ed.) Aberdeen University Press, pp. 311—327.
64. Banse, K. (1964) in *Progress in Oceanography*, 2. Pergamon Press, Oxford. pp. 52—125.
65. Banse K. (1975) *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* **60**, 439—447.
66. Bargmann, H. E. (1945) *Discovery Rep.* **23**, 105—176.
67. Barham, E. G. (1957) *Hopkins Mar. Stat., Stanford Univ. Tech. Rep.* **1**, 1—182.
68. Barham, E. G. (1963a) *Science* **140**, 826—828.
69. Barham, E. G. (1963b) *Proc. XVI Int. Cong. Zool.* **4**, Washington, D. C. 296—300.
70. Barham, E. G. (1970) In R. Brooke-Farquhar (Ed.) *Proc. Int. Symp. Biological Sound Scattering in ihe Ocean.* Maury Centre Report 005, Washington. D. C. pp. 100—118.
71. Barkhatov, V. A., A. F. Volkov, V. N. Dolzhenkov and Y. P. Karedin (1973) *Oceanology* **13**, 559—563.
72. Barkley, E. (1940) *Dana Z. Fisch.* **1**, 65—156.
73. Barnard, K. H. (1930) *Brit. Antarctic Terra Nova Exped. Nat. Hist. Rep. Zool.* **8**, 307—454.
74. Barnard, K. H. (1932) *Discovery Rept.* **5**, 1—326.
75. Barnard, K. H. (1937) *John Murray Expdn. Sci. Rept.* **4**, 130 pp.
76. Barnes, H. (1957) *Année Biologique* **33**, 67—85.
77. Barnes, H. (1975) *Publ. Staz. Zool. Napoli* **39**, Suppl. 8—25.
78. Barnes, H and M. Barnes (1958) *Limnol. Oceanogr.* **3**, 29—32.
79. Barnes, H. and M. Barnes (1975) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **19**, 227—232.
80. Barnes, H. and J. Blackstock (1975a) In H. Barnes (Ed.) *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.* Aberdeen University Press, pp. 299—310.
81. Barnes, H. and J. Blackstock (1975b). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **19**, 59—79.
82. Barnes, H., M. Barnes and D. M. Finlayson (1963) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **43**, 185—211.
83. Barnes, H. and R. L. Stone (1973) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **12**, 279—297.
84. Barnes, J. H. (1966) In W. J. Rees (Ed.) *The Chidaria and their Evolution. Symp. Zoo. Soc. London.* pp. 307—332.
85. Barnes, R. D. *Barnes Invertebrate Zoology.* 4th Edn W. B. Saunders, London 1089 pp.
86. Barlow, J. P., and J. D. C. Monteiro (1979) *Mar. Biol.* **53**, 335—344.
87. Bary, B. McK. (1963a) In M. J. Dunbar (Ed.) *Marine Distributions. Roy. Soc. Canada Spec. Publ.* **5**, 51—67.
88. Bary, B. McK. (1963b) *J. Fish. Res. Bd. Canada* **20**, 789—827.
89. Bary, B. McK. (1964) *J. Fish. Res. Bd. Canada* **21**, 183—202.
90. Bary, B. McK. (1967) *Deep. Sea Res.* **14**, 29—33.

91. Bassindale, R. (1936) *Proc. Zoo. Soc. London* **106**, 57—74.
92. Bauer, J. C. (1976) *Bull. Mar. Sci.* **26**, 273—277.
93. Bayer, F. M. (1963) *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* **13**, 454—466.
94. Bayer, F. M. and H. B. Owre (1968) *The Free-living Lower Invertebrates Macmillan* & Co: London and New York.
95. Bé A. W. H. (1962) *Deep Sea Res.* **9**, 144—151.
96. Bé A. W. H. (1966) *Abstracts of papers 2nd Int. Oceanogr. Congr.* Publ. Nauka, Moscow, p. 26.
97. Bé A. W. H (1967) *Fich. Ident. Zooplancton* **108**.
98. Bé, A. W. H. (1968) in *Zooplankton Sampling. Monographs on Oceanographic Methodology* **2**, UNESCO, Paris 173—174.
99. Bé A. W. H. (1969) *Antarctic Map Folio Series 11.* Amer. Geog. Soc. pp. 9—11.
100. Bé, A. W. H., J. M. Forns and D. A. Roels (1971) In J. D. Costlow (Ed.) *Fertility of the Sea*, vol. 1, Gordon & Breach; New York. pp. 17—50.
101. Bé, A. W. H., S. M. Harrison and L. Lott (1973) *Micropaleontology* **10**, 150—192.
102. Bé, A. W. H. and D. S. Tolderlund (1971) In B. M. Funnel and W. R. Riedel (Ed.) *Micropalaeontology of Oceans.* Cambridge University Press; London. pp. 105—149.
103. Bé, A. W. H., G. Vulks and L. Lott (1971) *Micropaleontology* **17**, 31—32.
104. Beebe, W. (1935) *Half Mile Down.* John Lane, The Bodley Head; London. 344 pp.
105. Beers, J. R. (1964) *J. Cons. Perm. Int. Explor, Mer* **29**, 123—129.
106. Beers, J. R. and G. L. Stewart (1969) *Mar. Biol.* **4**, 182—189.
107. Beers, J. R. and G. L. Stewart (1970) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **17**, 67—87.
108. Beers, J. R. and G. L. Stewart (1971) *Deep-Sea Res.* **18**, 861—883.
109. Beklemishev, K. V. (1954) *Zool. J. Inst. Oceanol. Acad. Sci.USSR.* **33**, 1210—1229.
110. Beklemishev, K. V. (1957) *Trans. Inst. Oceanol. Acad. Sci. USSR.* **20**, 253—278.
111. Beklemishev, K. V. (1962) *Rapp. P-v. Réun. Comm Int. Explor. Scient. Mer Medit.* **16**, 165—176.
112. Belloni, S., R. Cattaneo and D. Pessani (1976) *Bull. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova.* **44**, 103—112.
113. Belman, B. W. (1978) *Limnol. Oceanogr.* **23**, 735—739.
114. Belyayeva, N. V. (1969) *Oceanology* **9**, 854—860.
115. Berger, W. H. (1969) *Deep-Sea Res.* **16**, 1—24.
116. Bernard, M. (1962) *Fich. Ident. Zooplancton* **36**.
117. Bernard, M. (1963) *Pelagos* **1**, 35—48.
118. Bernard, M. (1964) *Pelagos* **2**, 51—71.
119. Bernard, M. (1967) *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **5**, 231—255.
120. Bernard, M. (1970) *Pelagos* **11**, 196.
121. Berner, A. (1962) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **42**, 625—640.
122. Berner, L. D. (1967) *CALCOFI Atlas* **8**, pp.
123. Berrill, N. J. (1950) *The Tunicata.* Ray Society; London, 354 pp.
124. Beyer, F. (1962) *Rapp. P-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **153**, 79—85.
125. Bhaud, M. (1972) *Cah. ORSTOM Sér. Océanogr.* **10**, 203—216.
126. Bhaud, M. (1975) *Cah. ORSTOM Sér. Océanogr.* **13**, 68—77.
127. Bieri, R. (1959) *Limnol. Oceanogr.* **4**, 1—28.
128. Bieri, R. (1966a) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **14**, 161—170.
129. Bieri, R. (1966b) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **14**, 24—26.
130. Bieri, R. (1970) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **17**, 305—307.
131. Bigelow, H. B. (1926) *Bull. U. S. Bur. Fish.* **40**, II, 1—507.
132. Bigelow, H. B. and M. Sears (1937) *Rept. Danish Oceanogr. Exped. Mediterranean* **2**, (Biol.) 144.
133. Bigelow, H. B. and M. Sears (1939) *Mem. Mus. Comp. Zool. (Harvard)* **54**, 183—378.
134. Bigelow, H. B. and W. W. Welsh (1925) *Bull. U.S. Bur. Fish.* **40**(I), 1—567.
135. Biggs, D. C. (1977) *Limnol. Oceanogr.* **22**, 108—117.
136. Binet, D. (1970) *Doc. Scient. Pointe Noire, ORSTOM* **8**, 107 pp.
137. Binet, D. (1972) *Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan* **3**, 60—93.
138. Binet, D. (1973) *Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan* **4**, 77—90.
139. Binet, D. and E. Suisse de Sainte Claire (1975) *Cah. ORSTOM Sér Océanogr.* **13**, 15—30.
140. Birstein, Y. A. and M. E. Vinogradov (1972) In B. G. Bogorov (Ed.) *Fauna of the Kurile-Kamchatka Trench and its Environment.* Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, pp. 419—438.

141. Blackbourn, D. J., F. I. R. Taylor and J. Blackbourn (1973) *J. Protozool.* **20**, 286—288.
142. Blackburn, M. (1968) *Fish. Bull. U.S. Fish and Wildlife Service* **67**, 71—115.
143. Blackburn, M. (1973) *Limnol. Oceanogr.* **18**, 552—563.
144. Blackburn, M. (1979) *Deep-Sea Res.* **26**, 41—56.
145. Blackburn, M., R. M. Laurs, R. W. Owen and B. Zeitzschel (1970) *Mar. Biol.* **7**, 14—31.
146. Blake, J. A. (1969) *Ophelia* **7**, 1—63.
147. Blumer, M., M. M. Mullin and R. R. L. Guillard (1970) *Mar. Biol.* **6**, 226—235.
148. Blumer, M., M. M. Mullin and D. W. Thomas (1964) *Helgolander Wiss. Meeresunters.* **10**, 187—201.
149. Bock, K. J. (1967) *Fich. Ident. Zooplancton* **110**.
150. Boden, B. P. (1955) *Discovery Rept.* **27**, 337—386.
151. Boden, B. P., M. W. Johnson and E. Brinton (1955) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **6**, 287—397.
152. Boden, B. P. and E. M. Kampa (1967) In N. B. Marshall (Ed.) *Aspects of Marine Zoology.* Proc. Symp. Zool. Soc. London. Academic Press. pp. 15—26.
153. Bodo, F., C. Razouls and A. Thiriot (1965) *Cah. Biol. Mar.* **6**, 219—254.
154. Boely, T. and C. Champagnat (1970) *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor Mer* **159**, 176—181.
155. Bogorov, B. G. (1934) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **19**, 585—612.
156. Bogorov, B. G. (1946) *J. Mar. Res.* **6**, 25—32.
157. Bogorov, B. G. (1958) In A. A. Buzzati-Traverso (Ed.) *Perspectives in Marine Biology,* Univ. California Press, Berkeley. pp. 145—158.
158. Bogorov, B. G. (Ed.) (1972) *Fauna of the Kurile-Kamchatka Trench and its Environment.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 573 pp.
159. Bone, Q., and A. Pulsford (1978) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **58**, 565—570.
160. Bonnett, R., E. J. Head and P. J. Herring (1979) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **59**, 565—573.
161. Bonnevie, K. (1913) *Rep. Sci. Res. 'Michael Sars' Expdn.* **3**, 69 pp.
162. Bonnevie, K. (1931) *Rep. Sci. Res. 'Michael Sars' Expdn.* **5**, 1—9.
163. Borkowski, T. V. (1971) *Bull. Mar. Sci.* **21**, 826—840.
164. Bosch, H. F. and W. R. Taylor (1973a) *Mar. Biol.* **19**, 161—171.
165. Bosch, H. F. and W. R. Taylor (1973b) *Mar. Biol.* **19**, 172—181.
166. Bosch, H. F. and W. R. Taylor (1976) *Tech. Rep. Chesapeake Bay Inst.* **66**, 77.
167. Bottazzi E. Massera, K. Vijayakrishnan Nair and M. C. Balani (1967) *Arch. Oceanogr. Limnol.* **15**, 63—67.
168. Bottazzi, E. Massera, and G. Nencini (1969) *Fich. Ident. Zooplancton* **114**.
169. Bottazzi E. Massera, B. Schreiber and V. T. Bowen (1971) *Limnol. Oceanogr.* **16**.
170. Bottazzi E. Massera, and A. Vannucci (1964) *Arch. Oceanogr. Limnol.* **13**, 316—385.
171. Bottazii E. Massera, and A. Vannucci (1965a) *Arch. Oceanogr. Limnol.* **14**, 1—68.
172. Bottazzi E. Massera, and A. Vannucci (1965b) *Arch. Oceanogr. Limnol.* **14**, 153—257.
173. Bottino, N. R. (1974) *Mar. Biol.* **27**. 197—204.
174. Boucher, J. and J. F. Samain (1974) *Tethys* **6**, 179—188.
175. Boucher, J. and J. F. Samain (1975) In H. Barnes (Ed.) *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.* Aberdeen Univ. Press. pp. 329—341.
176. Boucher, J. and A. Thiriot (1972) *Mar. Biol.* **15**, 47—56.
177. Bour, W. and S. Frontier (1974) *Cah. ORSTOM Sér Océeanogr.* **12**, 207—219.
178. Bousfeield, E. L. (1954a) Ph. D. Thesis, Harvard Univ.
179. Bousfield, E. L. (1954b) *Bull. Nat. Museum Canada* **132**, 112—154.
180. Bousfield, E. L. (1955) *J. Fish. Res. Bd. Canada* **12**, 762—767.
181. Bowman, T. E. (1960) *Proc. U.S. National Mus. Smithsonian Inst.* **112**, 343—392.
182. Bowman, T. E. and H. E. Gruner (1973) *Smithsonian Contrib. Zool.* **146**, 64 pp.
183. Boyd, C. M. (1976) *Limnol. Oceanogr.* **21**, 175—180.
184. Braconnot, J. C. (1974) *Rapp. P-v. Mer Medit.* **22**, 87—99.
185. Briggs, J. C. (1974) *Marine Zoogeography.* McGraw Hill; New York, 475 pp.
186. Brinkmann, A. (1917) *Michael Sars Deep Sea Exped. 1910* **3**, 1—18.
187. Brinton, E. (1962) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **8**, 51—269.
188. Brinton, E. (1979) *Prog. Oceanogr.* **8**, 125—189.
189. Brinton, E. and K. Gopalakrishnan (1973) In B. Zeitzschel (Ed.) *Biology of the Indian Ocean.* Chapman & Hall, London; pp. 357—382.

190. Broad, A. C. (1957) *Biol. Woods Hole* **112**, 162—170.
191. Brodsky, K. A. (1961) *New Zealand Oceanographic Inst. Contribution* **95**, 21 pp.
192. Brodsky, K. A. (1962) In R. Carrick, M. Holdgate and J. Prevost (Eds.) *Biologie Antarctique Proc. Symp. S.C.A.R.* Hermann; Paris. pp. 257—258.
193. Brodsky, K. A. (1965) *Oceanology* **4**, 1—12.
194. Brodsky, K. A. (1967) *Calanoida of the Far Eastern Seas and Polar Basin of the U.S.S.R.* Israel Program for Scientific Translations; Jerusalem. 440 pp.
195. Brodsky, K. A. (1975) In Z. A. Zvereva (Ed.) *Geographical and Seasonal Variability of Marine Plankton.* Israel Program for Scientific Translations; Jerusalem. pp. 1—127.
196. Bruce, J. R., M. Knight and M. W. Parke (1940) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **24**, 337—374.
197. Bryan, J. R., J. P. Riley and P. J. LeB. Williams (1976) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **21**, 191—197.
198. Bsharah, L. (1957) *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 7, 201—251.
199. Buckmann, A. (1970) *Mar. Biol.* **5**, 35—56.
200. Burkenroad, M. D. (1936) *Bull. Bungham Oceanogr. Coll.* **5** (2) 1—151.
201. Burkill, P. H. (1978) Ph. D. Thesis, University of Southampton.
202. Burkholder, P. R., E. F. Mandelli and P. Centeno (1967) *J. Agr. Food Chem.* **15**, 718—720.
203. Burrell, V. G. and W. A. Van Engel (1976) *Estuar. Coast. Mar. Sci.* **4**, 235—242.
204. Burukovskiy, R. N. (1967) *U. S. Dept. Commerce Service*, Joint Publications Research, Washington, D. C. pp. 37—54.
205. Butler, E. I., E. D. S. Corner and S. M. Marshall (1969) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **49**, 977—1001.
206. Butler, E. I., E. D. S. Corner and S. M. Marshall (1970) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **50**, 525—560.
207. Calef, G. W. and G. D. Grice (1967) *J. Mar. Res.* **25**, 84—94.
208. Campbell, A. S. (1954) In R. C. Moore (Ed.) *Treatise on Invertebrate Palaeontology*, Part D, 3, Geol. Soc. Am. and University Kansas Press.
209. Cannon, H. G. (1931) *Discovery Rep.* **2**, 435—482.
210. Cannon, H. G. (1940) *Discovery Rep.* **19**, 185—224.
211. Carré, C. (1967) *Cah. Biol. Mar.* **8**, 185—193.
212. Carré, D. (1967) *Cah. Biol. Mar.* **8**, 233—251.
213. Casanova, J.-P. (1968) *Rapp. P-v Comm. Int. Mer Medit.* **19**, 451—454.
214. Casanova, J.-P. (1977) D. Sc. Thesis, Univ. of Provence (Aix-Marseille).
215. Casey, R. E. (1971) In B. M. Funnell and W. R. Riedel (Eds.) *Micropalaeontology of Oceans*, Cambridge University Press, pp. 331—341.
216. Cazaux, C. (1973) *Bull. Ecol.* **4**, 257—275.
217. Cazaux, C. (1975) *Cah. Biol. Mar.* **16**, 541—549.
218. Chace, F. A. (1940) *Zoologica* **25**, 117—209.
219. Champalbert, G. (1971) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **6**, 23—33.
220. Champalbert, G. (1973) *Mar. Biol.* **19**, 315—319.
221. Champalbert, G., and R. Gaudy (1972) *Mar. Biol.* **12**, 159—169.
222. Chapman, D. M. (1966) In W. J. Rees (Ed.) *The Cnidaria and their Evolution.* Symp. Zoo. Soc. London, pp. 51—75.
223. Chekunova, V. L. and T. I. Rynkova (1974) *Oceanology* **14**, 434—440.
224. Chen, C. and A. W. H. Bé (1964) *Bull. Mar. Sci.* **14**, 185—220.
225. Cheng, C. (1947) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **26**, 551—561.
226. Cheng, L. (1973) *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **11**, 223—235.
227. Cheng, L. (1975) *Fich. Ident. Zooplancton* **147**, 4.
228. Chevreux, E. (1935) *Res. Camp. Sci. Prince Albert Monaco* **90**, 1—230.
229. Chevreux, E. and L. Fage (1925) *Faune de France* **9**, 1—488.
230. Childress, J. J. (1971a) *Limnol. Oceanogr.* **16**, 104—106.
231. Childress, J. J. (1971b) *Biol. Bull.* **141**, 109—121.
232. Childress, J. J. (1975) *Comp. Biochem. Physiol.* **50**, 787—799.
233. Childress, J. J. (1977) *Mar. Biol.* **39**, 19—24.
234. Childress, J. J. and M. Nygaard (1974) *Mar. Biol.* **27**, 225—238.
235. Chislenko, L. L. (1975) In Z. A. Zvereva (Ed.) *Geographical and Seasonal Variability of Marine Plankton.* Israel Program for Scientific Translations, pp. 263—274.
236. Ciechomski, J. D. de (1967) *CALCOFI, Rep.* **11**, 72—81.
237. Ciechomski, J. D. de (1971) In J. D. Costlow (Ed.) *Fertility of the Sea*, Gordon Breach; New York, pp. 89—98.

238. Cifelli, R. and K. N. Sachs (1966) Deep-Sea Res. **13**, 751—753.
239. Clarke, G. L. (1933) *Biol. Bull. Woods Hole* **65**, 402—436.
240. Clarke, G. L. (1934) *Biol. Bull. Woods Hole* **67**, 432—448.
241. Clarke, G. L. (1940) *Biol. Bull. Woods Hole* **78**, 226—255.
242. Clarke, G. L. (1970) In G. Brooke Farquhar (Ed.) *Proc. Int. Symp. Biological Sound Scattering in the Ocean.* Maury Centre Report 005, Washington, D. C. pp. 41—50.
243. Clarke, G. L. and R. H. Backus (1956) *Deep-Sea Res.* **4**, 1—14.
244. Clarke, G. L. and D. D. Bonnett (1939) *Biol. Bull.* **76** (3) 371—383.
245. Clarke, G. L. and C. J. Hubbard (1959) *Discovery Rep.* **19**, 1—20.
246. Clarke, G. L., E. L. Pierce and D. F. Bumpus (1943) *Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **85**, 201—226.
247. Clarke, G. L. and G. K. Wertheim (1956) *Deep-Sea Res.* **3**, 189—205.
248. Clarke, M. R. (1966) *Adv. Mar. Biol.* **4**, 91—300.
249. Clutter, R. I. and M. Anraku (1968) *Zooplankton sampling. Monographs on Oceanographic Methodology 2, UNESCO* Paris, pp. 57—76.
250. Clutter, R. I. and G. M. Theilacker (1971) *Fish. Bull. U. S.* **69**, 93—115.
251. Coe, W. R. (1935) *Zool. Anz.* **111**, 315—317.
252. Coe, W. R. (1945) *Zoologica, N. Y.* **30**, 145—168.
253. Coe, W. R. (1954) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **6**, 225—286.
254. Coe, W. R. (1956) *Fich. Ident. Zooplancton* **64**, 5 pp.
255. Colebrook, J. M. (1964) *Bull. Mar. Ecol.* **6**, 78—100.
256. Colebrook, J. M., R. S. Glover and G. A. Robinson (1961) *Bull. Mar. Ecol.* **5**, 67—80.
257. Colebrook, J. M., D. E. John and W. W. Brown (1961) *Bull. Mar. Ecol.* **5**, 90—97.
258. Colebrook, J. M. and G. A. Robinson (1965) *Bull. Mar. Ecol.* **6**, 123—139.
259. Colman, J. S. and F. Segrove (1955) *J. Anim. Ecol.* **24**, 445—462.
260. Conover, R. J. (1956) *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **15**, 156—233.
261. Conover, R. J. (1959) *Limnol. Oceanogr.* **4**, 259—268.
262. Conover, R. J. (1960) *Biol. Bull. Woods Hole,* **119**, 399—415.
263. Conover, R. J. (1962) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **153**, 190—196.
264. Conover, R. J. (1964) *Proc. Symp. Exp. Mar. Ecol.*, Univ. Rhode Island Occas. Publ. **2**, 81—91.
265. Conover, R. J. (1966a) In H. Barnes (Ed.) *Some Contemporary Studies in Marine Science.* George Allen & Unwin; London, pp. 187—194.
266. Conover, R. J. (1966b) *Limnol. Oceanogr.* **11**, 346—354.
267. Conover, R. J. (1969) *Am. Zoologist,* **8**, 107—118.
268. Conover, R. J. and E. D. S. Corner (1968) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **48**, 49—75.
269. Conover, R. J., S. M. Marshall and A. P. Orr (1959) W. H. O. I. Unpubl. MS. (Ref. No. 59—32) pp. 1—12.
270. Conover, R. J. and V. Francis (1973) *Marine Biology,* **18**, 272—283.
271. Conover, R. J. and C. M. Lalli (1973) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **9**, 279—302.
272. Conover, R. J. and C. M. Lalli (1974) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **16**, 131—154.
273. Cooper, G. A. and D. C. T. Forsyth (1963) *Bull. Mar. Ecol.* **6**, 31—38.
274. Cooper, L. H. N. (1938) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **23**, 181—195.
275. Corkett, C. J. and I. A. McLaren (1978) *Adv. Mar. Biol.* **15**, 1—231.
276. Corner, E. D. S. (1961) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **41**, 5—16.
277. Corner, E. D. S. (1978) *Adv. Mar. Biol.* **15**, 289—380.
278. Corner, E. D. S. and C. B. Cowey (1964) *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **2**, 147—167.
279. Corner, E. D. S. and C. B. Cowey (1968) *Biol. Rev.* **43**, 393—426.
280. Corner, E. D. S. and A. G. Davies (1971) *Adv. Mar. Biol.* **9**, 102—204.
281. Corner, E. D. S., C. B. Cowey and S. M. Marshall (1965) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **45**, 429—442.
282. Corner, E. D. S., C. B. Cowey and S. M. Marshall (1967) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **47**. 259—270.
283. Corner, E. D. S., R. N. Head and C. C. Kilvington (1972) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **52**, 847—861.
284. Corner, E. D. S., R. N. Head, C. C. Kilvington and S. M. Morshall (1974) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **54**, 319—331.
285. Corner, E. D. S., R. N. Head, C. C. Kilvington and L. Pennycuick (1976) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **56**, 345—358.
286. Corner, E. D. S., and B. S. Newell (1967) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **47**, 113—120.

287. Cosper, T. C. and M. R. Reeve (1975) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **17**, 33—38.
288. Costlow, J. D. and C. G. Bookhout (1957) *Biol. Bull. Woods Hole*, **112**, 313—324.
289. Costlow, J. D. and C. G. Bookhout (1958) *Biol. Bull. Woods Hole* **114**, 284—295.
290. Costlow, J. D. and C. G. Bookhout (1959) *Int. Ocean. Congress Preprints* A. A. A. S.; Washington. pp. 228—229.
291. Cowey, C. B. and E. D. S. Corner (1963a) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **43**, 485—493.
292. Cowey, C. B. and E. D. S. Corner (1963b) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **43**, 495—511.
293. Cowey, C. B. and E. D. S. Corner (1966) In H. Barnes (Ed.) *Some Contemporary Studies in Marine Science*. George Allen & Unwin; London. pp. 225—231.
294. Cowey, C. B. and J. R. Sargent (1972) *Adv. Mar. Biol.* **10**, 383—492.
295. Crisp, D. J. and P. A. Davies (1955) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **34**, 357—380.
296. Cronin, L. E., J. C. Daiber and E. M. Hulbert (1962) *Chesapeake Science*, **3**, 63—93.
297. Curl, H. (1962) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Explor. Mer.* **153**, 183—189.
298. Curl, H. and G. C. McLeod (1961) *J. Mar. Res.* **19**, 70—88.
299. Cushing, D. H. (1951) *Biol. Rev.* **26**, 158—192.
300. Cushing, D. H. (1955) *J. Anim. Ecol.* **24**, 137—166.
301. Cushing, D. H. (1959a) *Fish. Invest. Lond. Series II*, **22**, No. 6, 1—40.
302. Cushing, D. H. (1959b) *J. Cons. Perm Int. Explor. Mer* **24**, 455—464.
303. Cushing, D. H. (1963) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **43**, 327—389.
304. Cushing, D. H. (1968) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **31**, 70—82.
305. Cushing, D. H. (1975) *Marine Ecology & Fisheries*. Cambridge University Press; London. 278 pp.
306. Cushing. D. H., G. F. Humphrey, K. Banse and T. Laevastu (1958) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **144**, 15—16.
307. Cushing, D. H. and T. Vucetic (1963) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **43**, 349—371.
308. Cushing, D. H. and J. J. Walsh (Eds.) (1976) *The Ecology of the Seas* Blackwell Scientific Publications; Oxford. 467 pp.
309. Dagg, M. (1977) *Limnol. Oceanogr.* **22**, 99—107.
310. Dagg, M. J. and J. L. Littlepage (1972) *Mar. Biol.* **17**, 162—170.
311. Dakin, W. J. (1908) *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. and Hydrogr.* **1**, 772—782.
312. Dales, R. P. (1953) *Proc. Zool. Soc. Lond.* **122**, 1007—1015.
313. Dales, R. P. (1957) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **7**, 95—167.
314. Dales, R. P. and G. Peter (1972) *J. Nat. Hist*, **6**, 55—92.
315. Dallot, S. (1968) *Rapp. Commun. Int. Explor Mer Medit.* **19**, 521—523.
316. Daro, M. H. and P. Polk (1973) *Nethl. J. Mar. Res.* **6**, 130—140.
317. Dauby, P. (1980) *Oceanol. Acta.* **3**, 403—407.
318. David, P. M. (1955) *Discovery Rep.* **27**, 235—278.
319. David, P. M. (1958) *Discovery Rep.* **29**, 199—228.
320. David, P. M. (1959) *Rep. B. A. N. Z. Antarct. Exped. Ser. B* **8**, 73—79.
321. David, P. M. (1962) In R. Carrick, M. Holdgate and J. Provost (Eds.) *Biologie Antarctique Proc. Symp. S. C. A. R.* Hermann; Paris. pp. 253—256.
322. David, P. M. (1965) *Endeavor* **24**, 95—100.
323. David, P. M. (1967) *Proc. Zool. Soc. Lond.* **19**, 211—213.
324. Davies, A. G. (1978) *Adv. Mar. Biol.* **15**, 381—508.
325. Davies, H. C. (1953) *Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **104**, 334—350.
326. Dawson, J. K. (1978) *Limnol. Oceanogr.* **23**, 950—957.
327. De Decker, A. (1973) In B. Zeitzchel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean*. Chapman & Hall; London: Springer-Verlag; Berlin, 189—219.
328. Deevey, G. B. (1952) *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **13**, 65—119.
329. Deevey, G. B. (1956) *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **15**, 113—155.
330. Deevey, G. B. (1960) *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **17**, 5—53.
331. Deevey, G. B. (1962) *AEC Rept. Contr. AT (30—1) 2646, Bermuda Biological Stn.*
332. Deevey, G. B. (1964) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **44**, 589—600.
333. Deevey, G. B. (1968) *Peabody Mus. Nat. Hist, Yale Univ.* **26**, 1—125.
334. Deevey, G. B. (1971) *Limnol. Oceanogr.* **16**, 219—240.
335. Deevey, G. B. and A. L. Brooks (1971) *Limnol. Oceanogr.* **16**, 927—943.
336. Deevey, G. B. and A. L. Brooks (1977) *Bull. Mar. Sci.* **27**, 256—291.
337. Della Croce, N. (1974) *Fich. Ident. Zooplancton* **143**, 4 pp.
338. Della Croce, N. and P. Venogopal (1972) *Mar. Biol.* **15**, 132—138.
339. Della Croce, N. and P. Venogopal (1973) *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* **58**, 713—721.
340. Dessier, A. and A. Laurec (1978) *Oceanol. Acta.* **1**, 285—304.

341. Digby, P. S. B. (1950) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **29**, 393—438.
342. Digby, P. S. B. (1953) *J. Anim. Ecol.* **22**, 289—322.
343. Digby, P. S. B. (1954) *J. Anim. Ecol.* **23**, 298—338.
344. Domanevsky, L. (1970) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **159**, 223—226.
345. Donaldson, H. A. (1975) *Bermuda Mar. Biol.* **31**, 37—50.
346. Donaldson, H. A. (1976) *Mar. Biol.* **38**, 51—58.
347. Dorsett, D. A. (1961) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **41**, 383—396.
348. Ducret, F. (1975) *Cah. Biol. Mar.* **16**, 287—300.
349. Dunbar, M. J. (1940) *J. Anim. Ecol.* **9**, 215—226.
350. Dunbar, M. J. (1942) *Canada J. Res. D* **20**, 33—46.
351. Dunbar, M. J. (1946) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **6**, 419—434.
352. Dunbar, M. J. (1957) *Can. J. Zool.* **35**, 797—819.
353. Dunbar, M. J. (1962) *J. Mar. Res.* **20**, 76—91.
354. Dunbar, M. J. (1963) *Fich. Ident. Zooplancton* **103**, 4 pp.
355. Dunbar, M. J. (1964) *Serial Atlas of Marine Environment Folio 6*, Am. Geograph. Soc.; New York.
356. Dunbar, M. J. and G. C. Harding (1968) In J. E. Sater (Ed.) *Arctic Drifting Stations*. Arctic Inst. N. America. pp. 315—326.
357. Dussart, B. H. (1965) *Hydrobiol.* **26**, 72—74.
358. Edinburgh Plankton Records (1973) *Bull. Mar. Ecol.* **7**, 1—174.
359. Edmonds, J. S., K. A. Francesconi, J. R. Cannon, C. L. Raston, B. W. Skelton and A. H. White (1977) *Tetrahedron Lett.* **18**, 1543—1546.
360. Edmondson, W. T. (Ed.) (1966) *Marine Biology III*. New York Acad. Sci., 313 pp.
361. Edwards, C. (1978) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **58**, 291—311.
362. Efford, I. E. (1970) *Crustaceana* **18**, 293—308.
363. Einarsson, H. (1945) *Dana Rept.* **27**, 1—185.
364. Ekman, S. (1953) *Zoogeography of the Sea*. Sidgwick & Jackson Ltd. London. 417 pp.
365. Emery, A. R. (1968) *Limnol. Oceanogr.* **13**, 292—303.
366. Enright, J. T. (1977a) *Limnol. Oceanogr.* **22**, 118—125.
367. Enright, J. T. (1977b) *Limnol. Oceanogr.* **22**, 856—872.
368. Enright, J. T. (1979) *Limnol. Oceanogr.* **24**, 788—791.
369. Enright, J. T. and W. M. Hamner (1967) *Science* **157**, 937—941.
370. Enright J. T. and H. W. Honegger (1977) *Limnol. Oceanogr.* **22**, 873—886.
371. Eriksson, S. (1973a) *Zoon* **1**, 37—68.
372. Eriksson, S. (1973b) *Zoon* **1**, 113—123.
373. Eriksson, S. (1973c) *Zoon* **1**, 95—111.
374. Eppley, R. W., E. H. Renger, E. H. Venrick and M. M. Mullin (1973) *Limnol. Oceanogr.* **18**, 534—551.
375. Esterly, C. O. (1912) *Univ. Calif. Public. Zool.* **9**, 253—340.
376. Esterly, C. O. (1916) *Univ. Calif. Public. Zool.* **16**. 171—184.
377. Evans, G. T. (1978) In J. H. Steele (Ed.) *Spatial Pattern in Plankton Communities*. Plenum Press; London. pp. 157—179.
378. Ewald, W. F. (1912) *J. Exp. Zool.* **13**, 591—612.
379. Eyden, D. (1923) *Proc. Camb. Phil. Soc. Biol. Sci.* **1**, 49—55.
380. Fage, L. (1941) *Dana Rep.* **19**, 1—52.
381. Fage, L. (1942) *Dana Rep.* **23**, 1—67.
382. Fager, E. W. (1957) *Ecology* **38**, 586—595.
383. Fager, E. W. and J. A. McGowan (1963) *Zooplankton Species Groups in the North Pacific. Science,* (N. Y.) **140**, 453—466.
384. Fagetti, E. (1972) *Mar. Biol.* **17**, 7—29.
385. Farkas, T. and S. Herodek (1964) *J. Lipid Res.* **5**, 369—373.
386. Farmer, L. and M. R. Reeve (1978) *Mar. Biol.* **48**, 311—316.
387. Farran, G. P. (1929) *British Antarctic Terra Nova Exp. Zool.* **8**, No. 3.
388. Farran, G. P. (1936) *Gt. Barrier Reef Exped. Sci. Rept.* **5**, 73—142.
389. Farran, G. P. (1947) *Proc. Roy. Irish Acad.* **51 B**, 121—136.
390. Farran, G. P. (1948) *Fich. Ident. Zooplancton* **11—17**.
391. Farran, G. P. (1949) *Gt. Barrier Reef Exped. Sci. Rept.* **2**, 291—312.
392. Farran, G. P. (1951) *Fich. Ident. Zooplancton* (revised by W. Vervoort) **32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40**.
393. Fasham, M. J. R. and M. V. Angel (1975) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **55**, 739—757.
394. Fauvel, P. (1916) *Res. Camp. Sci. Monaco* **48**, 1—152.

395. Feigenbaum, D. and M. R. Reeve (1977) *Limnol. Oceanogr.* **22**, 1052—1058.
396. Fenaux, L. (1969) *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco* **69**, (No. 1394), 1—28.
397. Fenaux, R. (1967) *Faune de l'Europe et du Bassin Mediterranean.* Masson et Cie; Paris. 116 pp.
398. Fenaux, R. (1973) In B. Zeitzschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean.* Chapman & Hall; London: Springer-Verlag; Berlin. pp. 409—414.
399. Fenaux, R. (1976a) *Ann. Inst. Oceanographique* **52**, 89—191.
400. Fenaux R. (1976b) *Mar. Biol.* **34**, 229—238.
401. Fenaux, R. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton.* NIO—UNESCO, Goa, pp. 487—510.
402. Ferguson, C. F. (1973) Ph. D. Thesis, University of Southampton.
403. Ferguson, C. F. and J. K. B. Raymont (1974) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **54**, 719—725.
404. Fevolden, S. E. (1979) *Sarsia* **64**, 189—198.
405. Fish, A. G. (1962) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **12**, 1—38.
406. Fish, C. J. (1936a) *Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **70**, 118—142.
407. Fish, C. J. (1936b) *Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **70**, 193—215.
408. Fish, C. J. (1954) *Symp. Marine and Freshwater Plankton in the Indo-Pacific.* Bangkok, pp. 3—9.
409. Fish, C. J. and M. W. Johnson (1937) *J. Biol. Bd. Canada* **3**, 189—321.
410. Fisher, L. R. (1962) *Rapp. P-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **153**, 129—135.
411. Fisher, L. R. and E. H. Goldie (1959) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **38**, 291—310.
412. Fives, J. M. and F. I. O'Brien (1976) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **56**, 197—211.
413. Fleminger, A. (1972) *Trans. Amer. Microsp. Soc.* **91**, 86—87.
414. Fleminger, A. (1973) *Fishery Bulletin* **71**, 965—1010.
415. Fleminger, A. (1975) *Estuarine Research* **1**, 392—419.
416. Fleminger, A. and K. Hulsemann (1973) In B. Zeitzshel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean.* Chapman & Hall; London: Springer-Verlag; Berlin. pp. 339—347.
417. Fleminger, A. and K. Hulsemann (1974) *Fishery Bulletin* **72**, 63—120.
418. Fleminger, A. and K. Hulsemann (1977) *Mar. Biol.* **40**, 233—248.
419. Flores, M. and G. J. Brusca (1975) *Bull. S. Calif. Acad. Sci.* **74**, 10—15.
420. Forster, G. R. (1951) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **30**, 333—367.
421. Forsyth, D. C. T. and L. T. Jones (1966) *Nature, Lond.* **212**, 1467—1468.
422. Foxon, G. E. H. (1940) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **24**, 89—97.
423. Foxton, P. (1956) *Discovery Rep.* **28**, 193—235.
424. Foxton, P. (1961) *Discovery Rep.* **32**, 1—32.
425. Foxton, P. (1964) *Crustaceana* **6**, 235—237.
426. Foxton, P. (1966) *Discovery Rep.* **34**, 1—115.
427. Foxton, P. (1969) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **49**, 603—620.
428. Foxton, P. (1970a) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **50**, 939—960.
429. Foxton, P. (1970b) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **50**, 961—1000.
430. Foxton, P. (1971) *Discovery Rep.* **35**. 179—201.
431. Frade, R. and E. Postel (1955) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **137**, 33—35.
432. Fraser, J. H. (1936) *Discovery Rep.* **14**, 3—192.
433. Fraser, J. H. (1937) *J. Cons. Perm. Jnt. Explor. Mer.* **12**, 311—320.
434. Fraser, J. H. (1939) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **14**, 25—34.
435. Fraser, J. H. (1947) *Fich. Ident. Zooplancton* **10**, 4 pp.
436. Fraser, J. H. (1952) *Mar. Res. Scot. 1952,* **2**, 1—52.
437. Fraser, J. H. (1955) *Mar. Res. Scot. 1955,* **1**, 1—12.
438. Fraser, J. H. (1961) *Mar. Res. Scot. 1961,* **4**, 1—47.
439. Fraser, J. H. (1962) *Nature Adrift.* Foulis; London. 178 pp.
440. Fraser, J. H. (1965) *Ser. Atlas Mar. Environment Folio 8.* Am. Geograph. Soc. New York. 2 pp.
441. Fraser, J. H. (1969) *Progr. Oceanogr.* **5**, 149—159.
442. Fraser, J. H. (1970) *J. Cons. Perm Int. Explor. Mer* **33**, 149—168.
443. Frontier, S. (1973) *Cah. ORSTOM Ser. Océanogr.* **11**, 259—290.
444. Frontier, S. (1974) D. Sc. Thesis. Univ. Provence, (Aix-Marseille).
445. Frost, B. W. (1972) *Limnol. Oceanogr.* **17**, 805—815.
446. Frost, B. W. (1974) *Mar. Biol.* **26**, 77—99.
447. Frost, B. W. (1975) *Limnol. Oceanogr.* **20**, 263—266.
448. Fudge, H. (1968) *Nature,* **219**, 380—381.

449. Fuller, J. L. (1937) *Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **72**, 233—246.
450. Fuller, J. L. and Clarke, G. L. (1936) *Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **70**, 308—320.
451. Fulton, J. (1968) *Technical Report 55, Fish. Res. Bd. Canada*, 141 pp.
452. Furnestin, M. L. (1955) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **137**, 26—28.
453. Furnestin, M. L. (1957) *Pev. Trav. Inst. Pêches Marit.* **21**, 1—356.
454. Furnestin, M. L. (1964) *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* **28**, 257—264.
455. Furnestin, M. L. (1970a) *Rapp. P-v Péun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **159**, 90—115.
456. Furnestin, M. L. (1970b) *Dana Rept.* **79**, 1—51.
457. Furuhashi, K. (1966) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **14**, 295—322.
458. Gaarder, K. R. (1946) *Rep. Scient. Results Michael Sars N. Atlantic Deep Sea Exped.* **2**, 1—37.
459. Gamo, S. (1967) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **15**, 133—163.
460. Ganapati, P. N. and D. V. Rao (1958) *Proc. Indian Acad. Sci. B.* **48**, 189—209.
461. Gapishko, A. I. (1971a) In M. Uda (Ed.) *The Ocean World Proc. Joint Ocean Assembly Tokyo.* Japan Soc. Promotion Science. pp. 434—436.
462. Gapishko, A. T. (1971b) *Oceanology* **11**, 399—403.
463. Gardiner, A. C. (1937) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **12**, 144—146.
464. Gatten, R. R. and J. R. Sargent (1973) *Nethl. J. Sea Res.* **7**, 150—158.
465. Gaudy, R. (1962) *Rec. Trav. St. Mar. Endoume* **27**, 93—184.
466. Gaudy, R. (1968) *Rapp. Com. Int. Mer Medit.* **19**, 517—519.
467. Gaudy, R. (1973) *Netherl. J. Sea Res.* 7, 267—279.
468. Gaudy, R. (1974) *Mar. Biol.* **25**, 125—141.
469. Guady, R. (1975) *Mar. Biol.* **29**, 109—118.
470. Gaudy, R. (1977) *Mar. Biol.* **39**, 179—190.
471. Gaudy, R. and J. P. Guérin (1977) *Mar. Biol.* **39**, 137—145.
472. Gaudy, R. and G. Seguin (1964) *Rec. Trav. St. Mar. Endoume* **34**, 211—217.
473. Gauld, D. T. (1951) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **29**, 695—706.
474. Gauld, D. T. (1953) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **31**, 461—474.
475. Gauld, D. T. (1964) In D. J. Crisp (Ed.). *Grazing in Terrestrial and Marine Environments.* Blackwell Scientific Publications; Oxford. pp. 239—245.
476. Gauld, D. T. and J. E. G. Raymont (1953) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **31**, 447—460.
477. Geen, G. H. and B. T. Hargrave (1966) *Int. Ass. Theor. Appl. Limnol.* **16**, 333—340.
478. George, J. (1967) *Proc. Symp. Indian Ocean. Bull. N. I. S. India* **38**, 641—648.
479. Geynrikh, A. K. (1968) *Oceanology* **8**, 231—239.
480. Geynrikh, A. K. (1973) *Oceanology* **13**, 94—103.
481. Chirardelli, E. (1968) *Adv. Mar. Biol.* **6**, pp. 271—375.
482. Gibbs, R. H. and C. F. E. Roper (1970) In R. Brooke Farquhar (Ed.) *Int. Symp. Biological Sound Scattering in the Ocean.* Maury Centre. Rept. 005, Washington, D.C. pp. 119—133.
483. Gibson, V. R. and G. D. Grice (1977) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **33**, 847—854.
484. Gieskes, W. W. C. (1971) *Nethl. J. Sea Res.* **5**, 342—381.
485. Gilfillan, E. (1972) In A. Y. Takenouti (Ed.) *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean.* Idemitsu Shoten; Tokyo, pp. 443—463.
486. Gilfillan, E. (1976) *Mar. Biol.* **38**, 305—313.
487. Gilat, E. (1967) *Sea Fish Res. Sta. Haifa Bull.* **45**, 79—95.
488. Gilmer, R. W. (1972) *Science* **176**, 1239—1240.
489. Gilmer, R. W. (1974) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **15**, 127—144.
490. Glover, R. S. (1967) *Symp. Zool Soc. London* **19**, 189—210.
491. Glynn, P. W. (1973) *Mar. Biol.* **22**, 1—21.
492. Godeaux, J. E. A. (1962) *Result Scient. Exped. Oceanogr. Belge Eaux Cot. Afr.* **3**, 1—33.
493. Godeaux, J. E. A. (1977) *Atlantide Report* **12**, 7—24.
494. Gold, K. (1968) *J. Protozool.* **15**, 193—194.
495. Gold, K. (1969) *J. Protozool.* **16**, 507—509.
496. Gold, K. (1970) *Helgolander Wiss. Meeresuntèrs* **20**, 264—271.
497. Gooday, A. J. and A. Moguilevsky (1975) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **19**, 105—116.
498. Gopalakrishnan, K. (1973) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **20**, 87 pp.
499. Gosselck, F. and E. Kuehner (1973) *Mar. Biol.* **22**, 67—73.
500. Goswami, S. and R. A. Selvakumar (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton NIO—UNESCO*, Goa, pp. 226—241.

501. Grainger, E. H. (1959) *J. Fish. Res. Bd. Canada* **16**, 453—501.
502. Grainger, E. H. (1962) *J. Fish. Res. Bd. Canada* **19**, 377—400.
503. Grainger, E. H. (1963) In M. J. Dunbar (Ed.) *Marine Distributions*, Roy. Soc. Canada, Spec. Publ. 5.
504. Grainger, E. H. (1965) *J. Fish. Res. Bd. Canada* **22**, 543—564.
505. Greve, W. (1970) *Helgolander Wiss. Meeresunters* **20**, 304—317.
506. Greve, W. (1972) *Helgolander Wiss. Meeresunters* **23**, 141—164.
507. Greve, W. (1975a) *Fich. Ident. Zooplancton* **146**, 6 pp.
508. Greve, W. (1975b) *Aquaculture* **6**, 77—82.
509. Greve, W. (1977) *Helgolander Wiss. Meeresunters* **30**, 83—91.
510. Grice, G. D. (1961) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **10**, 217—226.
511. Grice, G. D. (1962) *J. Mar. Res.* **20**, 97—109.
512. Grice, G. D. (1963) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **13**, 493—501.
513. Grice, G. D. and V. R. Gibson (1975) *Mar. Biol.* **31**, 335—337.
514. Grice, G. D. and A. D. Hart (1962) *Ecol. Monogr.* **32**, 287—309.
515. Grice, G. D. and K. Hulsemann (1965) *J. Zool.* **146**, 213—262.
516. Griffiths, F. B. and J. Caperon (1979) *Mar. Biol.* **54**, 301—309.
517. Gueredrat, J. A. (1971) *Mar. Biol.* **9**, 300—314.
518. Gueredrat, J. A. (1974) D. Sc. Thesis, ORSTOM Univ. Paris.
519. Gueredrat, J. A. and R. Friess (1971) *Cah. ORSTOM* **9**, 187—196.
520. Guérin, J.-P. and R. Gaudy (1977)' *Mar. Biol.* **44**, 65—70.
521. Gulliksen, B. (1972) *Sarsia* **51**, 83—96.
522. Gunter, G. (1967) In G. H. Lauff (Ed.) *Estuaries*. A. A. A. S.; Washington, D. C. pp. 621—638.
523. Gurney, R. (1938) *Gt. Barrier Reef Exped. Sci. Rep.* **6** (1), 1—60.
524. Gurney, R. (1942) *Larvae of Decapod Crustacea*. Ray Society, London. 306 pp.
525. Haagensen, D. A. (1976) *Caribbean Zooplankton*, Part II. O. N. R. Washington, D. C. pp. 551—712.
526. Hada, Y. (1972) In A. Y. Takenounti (Ed.) *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean*. Idemitsu Shoten, Tokyo. pp. 173—188.
527. Haeckel, E. (1879) *Sytem der Medusen*. Gustav Fischer; Jena. 205 pp.
528. Haeckel, E. (1881) *Challenger Rep. Zool.* **4**.
529. Haeckel, E. (1887a) *Challenger Rep. Zool.* **18**.
530. Haeckel, E. (1887b) *Die Radiolaria Eine Monographie* II.
531. Haecker, V. (1907) *Archiv. fur Protistenkunde* **10**, 114—126.
532. Hairston, N. G. (1976) *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **73**, 971—974.
533. Halcrow, K. (1963) *Limnol. Oceanogr.* **8**, 1—8.
534. Hall, J. R. and R. S. Scheltema (1975) *Proc. Int. Symp. Biol. Sipuncula and Echiura I.* Kotor, pp. 183—197.
535. Hamburger and V. Buddenbrock (1911) *Nordisches Plankton Zoologie* **7**, 1—152.
536. Hamner, W. M. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton*, NIO—UNESCO Goa, pp. 284—296.
537. Hamner, W. M., L. P. Madin, A. L. Alldredge, R. W. Gilmer and P. P. Hamner (1975) *Limnol. Oceanogr.* **20**, 907—917.
538. Hansen, J. H. (1922) *Res. Camp. Sci. Albert Ier Monaco*, **64**, 1—232.
539. Hansen, V. K. (1960) *Meddr. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders NS 2*, **23**, 1—53.
540. Haq, S. M. (1967) *Limnol. Oceanogr.* **12**, 40—51.
541. Haq, S. M., J. Ali Khan and S. Chugtai (1973) In B. Zeitzschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean*. Chapman & Hall; London: Springer-Verlag; Berlin. pp. 257—272.
542. Harbison, G. R., D. C. Biggs and L. P. Madin (1977) *Depp-Sea Res.* **24**, 465—488.
543. Harbison, G. R. and R. W. Gilmer (1976) *Limnol. Oceanogr.* **21**, 517—528.
544. Harbison, G. R., L. P. Madin and N. R. Swanberg (1978) *Depp-Sea Res.* **25**, 233—256.
545. Harder, W. (1952) *Kurze Mitt. Fishereibiol. Abt. Max-Plank Inst. Meeresbiol. Wilhelmshaven* **1**, 28—34.
546. Harder, W. (1957) *Ann. Biol.* **33**, 227—232.
547. Harding, G. C. H. (1974) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **54**, 141—155.
548. Hardy, A. C. (1924) *Fish. Invest. London Ser. II*, **7**, 1—53.
549. Hardy, A. C. (1956) *The Open Sea, Its Natural History: The World of Plankton*. Collins; London. 355 pp.
550. Hardy, A. C. and R. Bainbridge (1954) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **33**, 409—448.

551. Hardy, A. C. and E. R. Gunther (1935) *Discovery Rep.* **11**, 1—456.
552. Hardy, A. C. and W. N. Paton (1947) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **26**, 467—526.
553. Hargrave, B. T. and G. H. Geen (1968) *Limnol. Oceanogr.* **13**, 332—342.
554. Harris, E. (1959) *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **17**, 31—65.
555. Harris, J. E. (1953) *Quart. J. Micr. Sci.* **94**, 537—550.
556. Harris, R. P. and G. A. Paffenhofer (1976a) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **56**, 675—690.
557. Harris, R. P. and G. A. Paffenhofer (1976b) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **56**, 875—888.
558. Hartenstein, R. (1970) In J. W. Campbell (Ed.) *Comparative Biochemistry of Nitrogen Metabolism,* Vol. *I* Academic Press; London. pp. 299—385.
559. Hartmann, J. (1970) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **33**, 245—255.
560. Hartmann, J. (1972) *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* **57**. 559—571.
561. Harvey, H. W. (1937) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **22**, 97—100.
562. Harvey, H. W. (1950) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **29**, 97—137.
563. Harvey, H. W., L. H. N. Cooper, M. V. Lebour and F. S. Russell (1935) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **20**, 407—441.
564. Harvey, G. W. (1971) *Abstract Proc. Joint Oceanogr. Assembly* (Tokyo) S7—6, p. 275.
565. Haury, L. R. (1973) *Limnol. Oceanogr.* **18**, 500—506.
566. Haury, L. R., J. A. McGowan and P. H. Wiebe (1978) In J. H. Steele (Ed.) *Spatial Pattern in Plankton Communities.* Plenum Press; London. pp. 277—327.
567. Haury, L. R. and D. Weihs (1976) *Limnol. Oceanogr.* **21**, 797—803.
568. Hays, J. D. (1965) *Biology of the Antarctic Seas II, Antarctic Research Series* **5**, 125—184.
569. Heath, H. (1930) *J. Morph. Physiol.* **49**, 223—249.
570. Hecht, A. D., A. W. H. Bé and L. Lott (1976) *Science* **194**, 422—424.
571. Hedin, H. (1974) *Zoon* **2**, 123—133.
572. Hedin, H. (1975) *Zoon* **3**, 125—140.
573. Heegard, P. (1969) *Dana* **77**, 1—82.
574. Heinbokel, J. F. (1978a) *Mar. Biol.* **47**, 177—189.
575. Heinbokel, J. F. (1978b) *Mar. Biol.* **47**, 191—197.
576. Heinbokel, J. F. and J. R. Beers (1979) *Mar. Biol.* **52**, 23—32.
577. Heinle, D. R. (1966) *Chesapeake Sci.* **7**, 59—74.
578. Heinle, D. R., R. P. Harris, J. F. Ustach and D. A. Flemer (1977) *Mar. Biol.* **40**, 341—353.
579. Heinrich, A. K. (1962) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **27**, 15—24.
580. Heinrich, A. K. (1963) *Translation RTS 7347 Trudy Inst. Oceanol.* **71**, 61—71.
581. Heinrich, A. K. (1971a) *Abstract, Proc. Joint Oceanogr. Congress Tokyo.* pp. 432—433.
582. Heinrich, A. K. (1971b) *Mar. Biol.* **10**, 290—294.
583. Hempel, G. and H. Weikert (1972) *Mar. Biol.* **13**, 70—88.
584. Henderson, G. T. D. (1964a) *Annls. Biol. Copenh.* **19**, 57—60.
585. Henderson, G. T. D. (1964b) *Annls. Biol. Copenh.* **20**, 80—87.
586. Henderson, G. T. D. (1964c) *Annls. Biol. Copenh.* **21**.
587. Henderson, G. T. D. (1966) *Annls. Biol. Copenh.* **23**, 21—63.
588. Herman, S. S. and J. R. Beers (1969) *Bull. Mar. Sci.* **19**, 483—503.
589. Heron, A. C. (1968) in *Zooplankton Sampling. Monographs on Oceanographic Methodology 2.* UNESCO, Paris. pp. 19—25.
590. Heron, A. C. (1972a) *Oceanologia* **10**, 269—293.
591. Heron, A. C. (1972b) *Oceanologia* **10** 294—312.
592. Heron, A. C. (1973) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **53**, 429—435.
593. Herring, P. J. (1967) *Symp. Zool. Soc. London* **19**, 215—235.
594. Herring, P. J. (1971) *Comp. Biochem. Physiol.* **39B**, 739—746.
595. Herring, P. J. (1972) *Nature* **238**, 276—277.
596. Herring, P. J. (1973) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **53**, 539—562.
597. Herring, P. J. (1974) *Deep-Sea Res.* **21**, 91—94.
598. Herring, P. J. (1977) *Nature* **267**, 788—793.
599. Herring, P. J. (1978) *Comp. Biochem. Physiol.* **61B**, 391—393.
600. Herring, P. J. and R. J. Morris (1975) In H. Barnes (Ed.) *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.* Aberdeen Univ. Press, pp. 299—310.
601. Hickling, C. F. (1925) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **13**, 735—745.
602. Hida, T. S. (1957) *Spec. Sci. Rep. U.S. Fish Wild Serv. Ser. Fish* **215**, 13 pp.

603. Hirota, J. (1972) In A. Y. Takenouti (Ed.) *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean*. Idemitsu Shoten; Tokyo pp. 465—484.
604. Hirota, J. (1974) *Fishery Bull. (U.S. Dept. Commerce)* **72**, 295.
605. Hirota, R. (1961) *J. Sci. Hiroshima Univ.* **B 20**, 83—145.
606. Himmelman, J. H. (1975) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **20**. 199—214.
607. Hobson, E. S. and J. R. Chess (1976) *Fishery Bull.* **74**, 567—598.
608. Hoenigman, J. (1963) *Rapp. P-v. Comm. Int. Mer. Medit.* **17**, 603—616.
609. Holm-Hansen, O., F. J. R. Taylor, and R. J. Barsdate (1970) *Mar. Biol.* **7**, 37—46.
610. Holmes, N. J. (1968) Ph. D. Thesis, Univ. of Southampton.
611. Holmes, N. J. (1970) *C. E. R. L. Lab. Report RD/L/R 1672*, 1—20.
612. Holt, E. W. L. and W. M. Tattersall (1905) *Ann. Rep. Fish. Ireland*, 99—152.
613. Holthuis, L. B. (1951) *Atlantide Rep.* **2**, 7—187.
614. Hopkins, T. L. (1969) *Limnol. Oceanogr.* **14**, 80—85.
615. Hopkins, T. L. (1977) *Bull. Mar. Sci.* **27**, 467—478.
616. Hopner Petersen, G., and M. A. Curtis, (1980) *Dana* **1**, 53—64.
617. Horton, P. A., M. Rowan, K. E. Webster and R. H. Peters (1979) *Can J. Zool.* **57**, 206—212.
618. Hotta, H. and J. Nakashima (1971) *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.* **39**, 33—50.
619. Houde, E. D. (1978) *Bull. Mar. Sci.* **28**, 395—411.
620. Howell, B. R. (1973) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **35**, 1—6.
621. Hudinaga, M. and H. Kasahara (1941) *Zool. Map. (Tokyo)* **54**, 108—118.
622. Hunt, H. G. (1968) *Bull. Mar. Ecol.* **6**, 225—249.
623. Hyman, L. H. (1940) *The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora* McGraw-Hill; London. 726 pp.
624. Hyman, L. H. (1959) *The Invertebrates: Phylum Chaetognatha* McGraw-Hill; London. 783 pp.
625. Icanberry, J. W. and R. W. Richardson (1973) *Limnol. Oceanogr.* **18**, 333—335.
626. Ikeda, T. (1970) *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **21**, 91—112.
627. Ikeda, T. (1971) *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **21**, 280—298.
628. Ikeda, T. (1974) *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **22**, 1—97.
629. Ikeda, T. (1977a) *Mar. Biol.* **41**, 241—252.
630. Ikeda, T. (1977b) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **29**, 263—277.
631. Ikeda, T. (1979) *J. Oceanogr. Soc. Japan* **35**, 1—8.
632. Ikeda, T. and S. Motoda, (1975) *Pac. Sci. Ass. Spec. Symp. Mar. Sci. Dec. Hongkong Sess.* **2**, 24—28.
633. Ikeda, T. and S. Motoda (1978) *Marine Science Communications* **4**, 329—346.
634. Iles, E. J. (1961) *Discovery Rep.* **31**, 299—326.
635. Isaacs, J. D., S. A. Tont and G. L. Wick (1974) *Deep-Sea Res.* **21**, 651—656.
636. Ivanov, B. G. (1970) *Mar. Biol.* **7**, 340—351.
637. Jaschnov, W. A. (1961) *Translation U. S. S. R. Acad. Sci. Zool. Journ.* **40**, 1314—1334.
638. Jaschnov, W. A. (1970) *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* **55**, 197—212.
639. Jawed, M. (1969) *Limnol. Oceanogr.* **14**, 748—754.
640. Jawed, M. (1973) *Mar. Biol.* **21**, 173—179.
641. Jeffries, H. P. (1964) *Limnol. Oceanogr.* **9**, 348—358.
642. Jeffries, H. P. (1967) In G. H. Lauff (Ed.) *Estuaries* A. A. A. S.; Washington, D. C. pp. 500—503.
643. Jeffries, H. P. (1969) *Limnol. Oceanogr.* **14**, 41—52.
644. Jerlov, N. G. (1968) *Optical Oceanography*. (lst Edn) Elsevier; Amsterdam. 194 pp.
645. Jerlov, N. G. (1976) *Marine Optics*, (2nd Edn) Elsevier; Amsterdam. 231 pp.
646. Jesperson, P. (1924) *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr.* **12**, 102—115.
647. Jesperson, P. (1935) *Dana Rept.* **7**, 1—44.
648. Jesperson, P. (1939) *Meddr. Gronland.* **121** (3), 1—66.
649. Jesperson, P. (1940) *Méddr. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders. Serie Plankton* **3** (5), 1—77.
650. Jesperson, P. (1944) *Meddr. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders. Serie Plankton* **3** (7), 1—44.
651. Jillett, J. B. (1968) *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* **19**, 19—30.
652. Jillett, J. B. (1971) *New Zealand Oceanogr. Inst. Mem.* **53**, *New Zealand D. S. I. R. Bull.* **204**, 103 pp.
653. Jitts, H. R. (1969) *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* **20**, 65—75.

654. Johannes, R. E. (1964) *Limnol. Oceanogr.* **9**, 224—234.
655. Johnson D. L. and R. S. Braman (1975) *Depp-Sea Res.* **22**, 503—507.
656. Johnson, M. W. (1940) *J. Mar. Res.* **2**, 236—245.
657. Johnson, M. W. (1958) *J. Mar. Res.* **17**, 272—281.
658. Johnson, M. W. (1960) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **7**, 413—461.
659. Johnson, M. W. (1963) *Limnol. Oceanogr.* **8**, 89—102.
660. Johnson, M. W. and E. Brinton (1963) In M. N. Hill (Ed.) *The Sea* Vol. 2 Wiley Interscience Publishers; London and New York pp. 381—414.
661. Johnson, W. H. (1938) *Biol. Bull. Woods Hole* **75**, 106—118.
662. Johnson, W. H. and J. E. G. Raymont (1939) *Biol. Bull. Woods Hole* **77**, 200—215.
663. Jones, N. S. (1950) *Biol. Rev.* **25**, 283—313.
664. Jones, N. S. (1955) *Discovery Rep.* **27**, 279—291.
665. Jones, N. S. (1956) *J. Anim. Ecol.* **25**, 217—252.
666. Jones, N. S. (1957) *Fich. Ident. Zooplankton* **73—76**.
667. Jorgensen, C. B. (1962) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **153**, 99—107.
668. Jorgensen, C. B. (1966a) *Biology of Suspension Feeding*. Pergamon Press; Oxford.
669. Jorgensen, C. B. (1966b) In W. T. Edmondson (Ed.) *Marine Biology III*. New York Acad. Sci., New York. pp. 69—133.
670. Jorgensen, E. (1924) *Dana Rept. Exped. Mediter.* **2**, 101 pp.
671. Kampa, E. M. and B. P. Boden (1956) *Deep-Sea Res.* **4**, 73—92.
672. Kamshilov, M. M. (1955a) *Doklady Akad Nauk S.S.S.R.* **102**, 399—405.
673. Kamshilov, M. M. (1955b) *Tr.* Murmanskoy Biol. St. **2**, seen in abstract only.
674. Kandler, R. I. (1950) *Ber. Dtsch. Komm. Meeresforsch* **12**, 47—85.
675. Kane, J. E. (1963) *Trans. Roy. Soc. N. Z.* **3** (5), 35—45.
676. Kane, J. E. (1966) *Discovery Rep.* **34**, 163—198.
677. Kanwisher, J. W. (1959) *Limnol. Oceanogr.* **4**, 210—217.
678. Kasahara, S. and S. Uye (1979) *Mar. Biol.* **55**, 63—68.
679. Kasahara, S., S. Uye and T. Onbe (1974) *Mar. Biol.* **26**, 167—171.
680. Kasturirangan, L. R., M. Saraswathy and T. C. Gopalakrishnan (1973) In B. Zeitzschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean*. Chapman & Hall; London: Springer-Verlag; Berlin. pp. 331—333.
681. Kawaguchi, K. (1969) *Bull. Plankton Soc. Japan* **16**, 63—66.
682. Kelly, G. F. and A. M. Barker (1961) *Rapp. P-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **150**, 220—233.
683. Kielhorn, W. V. (1952) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **9**, 223—264.
684. Kiliachenkova, V. A. (1970) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **159**, 194—198.
685. Kinzer, J. (1966a) *Deep-Sea Res.* **13**, 473—474.
686. Kinzer, J. (1966b) *Proc. Symp. Oceanogr. Fish. Res. Trop. Atlantic* p. 45.
687. King, J. E. and J. Demond (1953) *U.S. Fish and Wildlife Service Fish Bull.* **54**, 111—144.
688. King, J. E. and T. S. Hida (1957) *Pt. II U.S. Fish and Wildlife Service, Fish Bull.* **57**, 365—395.
689. King, J. E. and R. T. B. Iverson (1962) *Fish Bull. U.S. Wildlife Ser.* **210**, 271—321.
690. Klie, W. (1943) *Fich. Ident. Zooplancton* **4**, 4 pp.
691. Klie, W. (1944a) *Fich. Ident. Zooplancton* **5**, 4 pp.
692. Klie, W. (1944b) *Fich. Ident. Zooplancton* **6**, 4 pp.
693. Klyashtorin, L. B. (1978) *Oceanology* **18**, 91—94.
694. Klyashtorin, L. B. and A. A. Yarzhombek (1973) *Oceanology* **13**, 575—580.
695. Kobayashi, N. (1967) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **15**, 403—414.
696. Kobayashi, N. and K. Nakamura (1967) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **15**, 173—184.
697. Kofoid, C. A. and A. S. Campbell (1929) *Univ. Calif. Publs. Zool.* **34**, 1—403.
698. Kofoid, C. A. and A. S. Campbell (1939) *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* **84**, 473.
699. Kollmer, W. E. (1963) *Invest. Rep. Mar. Res. Lab. S.W Afr.* **8**, 1—78.
700. Kolosova, Y. G. (1972) *Oceanology* **12**, 105—113.
701. Kolosova, Y. G., K. A. Kokin and A. N. Vishenskiy (1977) *Oceanology* **17**, 705—709.
702. Komaki, Y. (1967) *Pacific Science* **21**, 433—448.
703. Konovalova, G. V. and L. A. Rogachenko (1974) *Oceanology* **14**, 561—566.
704. Kos, M. S. (1975) In Z. A. Zvereva (Ed.) *Geographical and Seasonal Variability of Marine Plankton*. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. pp. 128—168.

705. Koslow, J. A. (1979) *Limnol. Oceanogr.* **24**, 783—784.
706. Kosobokova, K. N. (1978) *Oceanology* **18**, 476—480.
707. Kotori, M. (1972) In A. Y. Takenouti (Ed.) *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean.* Idemitsu Shoten, Tokyo. pp. 291—308.
708. Kozasa, E. (1974) *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.* **45**, 15—21.
709. Kraeuter, J. N. and E. M. Setzler (1975) *Bull. Mar. Sci.* **25**, 66—74.
710. Kramp, P. L. (1957) *Discovery Rep.* **29**, 1—128.
711. Kramp, P. L. (1959a) *Mem. Inst. Sci. Nat. Belg. Galathea Rept.* **3**, 1—33.
712. Kramp, P. L. (1959b) *Dana Rept.* **8** (No. 46) 1—283.
713. Kramp, P. L. (1961) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **40**, 1—469.
714. Kramp, P. L. (1965) *Dana Rept.* **11** (No. 63).
715. Kramp, P. L. (1968a) *Videnk Medd. Dansk. Natur. og Faun.* **131**, 67—98.
716. Kramp, P. L. (1968b) *Videnk Medd. Dansk. Natur. og Faun.* **131**, 199—208.
717. Kremer, P. and S. Nixon (1976) *Estuar. Coastal Mar. Sci.* **4**, 627—639.
718. Krey, J. (1950) *Kieler Meeresforsch.* **7**, 58—75.
719. Krishnaswamy, S., J. E. G. Raymont and J. Tundisi (1967) *Int: Revue Ges. Hydrobiol.* **52**, 447—451.
720. Krogh, A. (1931) *Biol. Rev.* **6**, 412—442.
721. Kukenthal, W. and T. Krumbach (1933) *Handbuch der Zoologie* **5** (2) de Gruyter, Paris.
722. Kuthalingam, M. D. K. (1959) *Current Science* **28**, 75—76.
723. Lagardere, J. P. (1978) *Fich. Ident. Zooplancton* **155**, **156**, **157**. 15 pp.
724. Lalli, C. M. (1970) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **4**, 101—118.
725. Lalli, C. M. (1972) *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **143**, 392—402.
726. Lalli, C. M. and R. J. Conover (1973) *Mar. Biol.* **19**, 13—22.
727. Lam, R. K. and B. W. Frost (1976) *Limnol. Oceanogr.* **21**, 490—500.
728. Lampitt, R. S. (1978) *Limnol. Oceanogr.* **23**, 1228—1231.
729. Lance, J. (1960) Ph. D. Thesis, University of Southampton.
730. Lance, J. (1965) *Comp. Biochem. Physiol.* **14**, 155—165.
731. Landry, M. R. (1978) *Limnol. Oceanogr.* **23**, 1103—1113.
732. Lasker, R. (1966) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **23**, 1291—1317.
733. Laursen, D. (1953) *Dana Rept.* **38**, 40 pp.
734. Laval, P. (1965) *Compte Rendu Séances Acad. Sci.* **260**, 6195—6198.
735. Leatherland, T. M., J. D. Burton, F. Culkin, M. J. McCartney and R. J. Morris (1973) *Deep-Sea Res.* **20**, 679—685.
736. Leborgne, L. P. (1973) *Mar. Biol.* **19**, 249—257.
737. Leborgne R. and D. Binet (1974) *Tethys* **6**, 321—322.
738. Lebour, M. V. (1918a) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **11**, 433—469.
739. Lebour, M. V. (1918b) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **12**, 22—47.
740. Lebour, M. V. (1919) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **12**, 261—324.
741. Lebour, M. V. (1921) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **12**, 458—467.
742. Lebour, M. V. (1922) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **12**, 644—677.
743. Lebour, M. V. (1923) *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **13**, 70—92.
744. Lebour, M. V. (1924) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **13**, 402—420.
745. Lebour, M. V. (1928) *Proc. Zool. Soc. London* **98**, 473—556.
746. Lebour, M. V. (1949) *Proc. Zool. Soc. London* **20** (2), pp.
747. Lebour, M. V. (1954) *Discovery Rep.* **27**, 219—234.
748. Lebour, M. V. (1959) *Atlantide Rept.* **5**, 119—143.
749. Lebrasseur, R. J. (1965) *Fish. Res. Bd. Can. Manuscript Rep. Ser.* **202**, 153 pp.
750. Lebrasseur, R. J. (1969) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **26**, 1631—1645.
751. Lebrasseur, R. J. and O. D. Kennedy (1972) *Fishery Bull.* **70**, 25—36.
752. Lee, R. F. (1974) *Mar. Biol.* **26**, 313—318.
753. Lee, B. D. and P. Chin (1971) *Publ. Mar. Lab. Pusan Fish. Coll.* **4**, 1—8 (In Korean; English Abstract).
754. Lee, R. F. and J. Hirota (1973) *Limnol. Oceanogr.* **18**, 227—239.
755. Lee, R. F., J. Hirota and A. M. Barnett (1971) *Deep-Sea Res.* **18**, 1147—1165.
756. Lee, R. F., J. C. Nevenzel and A. G. Lewis (1974) *Lipids* **9** (11), 891—898.
757. Lee, R. F., J. C. Nevenzel and G. A. Paffenhofer (1971) *Mar. Biol.* **9**, 99—108.
758. Legall, J.-Y. and M. L'herroux (1971) *Rapp. Sci. Tech. Centre Nat. Expl. Océans* **1**, 1—31.
759. Legand, M. (1969) *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* **20**, 85—103.

760. Legand. M., P. Bourrett, P. Fourmanoir, R. Grandperrin, J. A. Gueredrat, A. Michel, P. Rancuriel, R. Repelin and C. Roger (1972) *Cah. ORSTOM Sér. Océanogr* **10**, 303—393.
761. Legare, J. E. H. (1961) *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* **1**, 191—218.
762. Legare, J. E. H. and E. Zoppi (1961) *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* **1**, 149—171.
763. Lehman, J. T. (1976) *Limnoi. Oceanogr.* **21**, 501—516.
764. Leloup, E. (1955) *Rep. Sci. Res. "Michael Sars' Expedition* **5**, 1—24.
765. Lenz, J. (1973a) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **35**, 32—35.
766. Lenz, J. (1973b) In B. Zeitzschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean.* Chapman & Hall; London: Springer-Verlag; Berlin. pp. 239—241.
767. Le Roux, A. (1973) *Mar. Biol.* **22**, 159—166.
768. Lewis, J. B. (1954) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **5**, 161—189.
769. Lewis, J. B., J. K. Brundritt and A. G. Fish (1962) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **12**, 73—94.
770. Lie, U. (1967) *Sarsia* **30**, 49—74.
771. Lighthart, B. (1969) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **26**, 299—304.
772. Lin, A. L. and P. L. Zubkoff (1973) *Helgolander Wiss. Meeresunters.* **25**, 206—213.
773. Littlepage, J. L. (1964) *Actual. Scient. Ind.* **1312**, 463—470.
774. Lochhead J. H. (1936) *J. Linn. Soc. (Zool.)* **39**, 429—441.
775. Lohmann, H. (1908) *Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel N. F.* **10**, 129—370.
776. Lohmann, H. (1933—34) In W. Kukenthal and T. Krumbach (Eds.) Handbuch der Zoologie **5** (2) de Gruyter, Paris. pp. 1—202.
777. Longhurst, A. R. (1966) *Deep-Sea Res.* **13**, 213.
778. Longhurst, A. R. (1967a) *Deep-Sea Res.* **14**, 51—63.
779. Longhurst, A. R. (1967b) *Deep-Sea Res.* **14**, 393—408.
780. Longhurst, A. R. (1968) *Limnol. Oceanogr.* **13**, 143—155.
781. Longhurst, A. R. (1976) In D. H. Cushing and J. J. Walsh (Eds.) *The Ecology of the Seas.* Blackwell; Oxford. pp. 116—137.
782. Longhurst, A. R. and V. Bainbridge (1964) *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire* **26**, Ser A(2) 337—402.
783. Longhurst, A. R., A. D. Reith, R. E. Bower and D. L. R. Seibert (1966) *Deep-Sea Res.* **13**, 213—222.
784. Longhurst, A. and R. Williams (1979) *J. Plankton Res.* **1**, 1—28.
785. Loosanoff, V. L. (1958) In A. A. Buzzati-Traverso (Ed.) *Perspectives in Marine Biology.* Univ. California Press, pp. 483—495.
786. Loosanoff, V. L. and H. C. Davis (1963) *Adv. Mar. Biol.* **1**, 1—136.
787. Loosanoff, V. L., W. S. Miller and P. B. Smith (1951) *J. Mar. Res.* **10**, 59—81.
788. Lopez, M. T. (1966) *Bolm. Inst. Oceanogr. Sao Paulo* **16**, 47—54.
789. Lovegrove, T. (1956) *Fich. Ident. Zooplancton* **63**, pp.
790. Lucas, C. E. (1936) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **11**, 343—361.
791. Lysholm, B. O. and K. F. Nordgaard (1945) *Rep. Sci. Res. Michael Sars Deep-Sea Expn.* **5**, 1—60.
792. McAllister, C. D. (1970) In J. H. Steele (Ed.) *Marine Food Chains Oliver* & Boyd, Edinburgh. pp. 419—457.
793. MacDonald, R. (1927) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **14**, 753—784.
794. MacDonald, A. G. and I. Gilchrist (1978) *Mar. Biol.* **45**, 9—21.
795. MacDonald, A. G., I. Gilchrist and J. M. Teal (1972) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **52**, 213—223.
796. McGowan, J. A. (1960) *Deep-Sea Res.* **6**, 125—139.
797. McGowan, J. A. (1963) *Systematics Assoc. Pub.* **5**. Speciation in the Sea. 109—128.
798. McCowan, J. A. (1967) *CALCOFI Atlas* **6**, 1—218.
799. McCowan, J. A. (1968) *Veliger* **3**, Supplement, 103—130.
800. McHugh, J. L. (1967) In G. H. Lauff (Ed.) *Estuaries.* A.A.A.S.; Washington. D.C. pp. 581—620.
801. Mackie G. O. (1964) *Pro. Roy. Soc. B.* **159**, 266—291.
802. Mackie G. O. (1973) *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.* **20**, 745—756.
803. Mackie, G. O. and D. A. Boag (1963) *Publ. Staz. Zool. Napoli* **33**, 178—196.
804. Mackinnon, D. L. and R. S. J. Hawes (1961) *An Introduction to the Study of Protozoa.* Clarendon Press, Oxford. 506 pp.
805. Mackintosh, N. A. (1934) *Discovery Rep.* **9**, 67—158.
806. Mackintosh, N. A. (1937) *Discovery Rep.* **16**, 367—412.

807. Mackintosh, N. A. (1962) *Biologie Antarctique Proc. SCAR Symp.* Hermann; Paris. pp. 29—38.
808. Mackintosh, N. A. (1964) *Proc. Roy. Soc. A.* **281**, 21—38.
809. Mackintosh, N. A. (1972) *Discovery Rep.* **36**, 1—94.
810. McLaren, I. A. (1963) *J. Fish Res. Bd. Can.* **20**, 685—727.
811. McLaren, I. A. (1966) *Ecology* **47**, 852—855.
812. McWhinnie, M. A. and P. Marciniak (1964) *Antarctic Res. Series 1 Biology of the Antarctic Seas.* Am. Geophysical Union, pp. 63—72.
813. Mackas, D. and R. Bohrer (1976) *J. Exp. Biol. Ecol.* **25**, 77—85.
814. Madhupratap, M. and P. Haridas (1975) *Indian J. Mar. Sci.* **4**, 77—85.
815. Madin, L. P. (1974) *Mar. Biol.* **25**, 143—147.
816. Madin, L. P. and G. R. Harbison (1977) *Deep-Sea Res.* **24**, 449—463.
817. Madin, L. P. and G. R. Harbison (1978a) *Bull. Mar. Sci,* **28**, 335—344.
818. Madin, L. P. and G. R. Harbison (1978b) *Bull. Mar. Sci.* **28**, 680—687.
819. Mahnken, C. V. W. (1969) *Bull. Mar. Sci.* **19**, 550—567.
820. Mahnken, C. V. W. and J. W. Jossi (1967) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **31**, 38—45.
821. Mais, K. F. and T. Jow (1960) *Calif. Dept. Fish Game Fish. Bull.* **46**, 117—150.
822. Makarov, R. R. (1969) *Oceanology* **9**, 251—261.
823. Makarov R. R. (1977) *Oceanology* **17**, 208—213.
824. Makarov, R. R. (1979) *Mar. Biol.* **52**, 377—386.
825. Manrique, F. A. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton* NIO — UNESCO, Goa pp. 242—249.
826. Manwell, C., C. M. A. Baker, P. A. Ashton and E. D. S. Corner (1967) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **47**, 145—169.
827. Marak, R. R. (1960) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **25**, 147—157.
828. Mare, M. F. (1940) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **24**, 461—482.
829. Margalef, R. (1963) *Rapp. P-v Comm. Int. Mer Medit.* **17**, 511—512.
830. Margalef, R. (1968) *Rapp. P-v Comm. Int. Mer Medit.* **19**, 565—566.
831. Margalef, R. (1969) *Publ. Stat. Zool. Napoli* **37**, Suppl. 40—61.
832. Margineanu, C. (1963) *Rapp. P-v Comm. Int. Mer Medit.* **17**, 523—530.
833. Margulis, R. Y. (1972) *Oceanology* **12**, 420—425.
834. Marinaro, J. Y. (1968) *Pelagos* **10**, 133—137.
835. Marr, J. (1962) *Discovery Rep.* **32**, 33—464.
836. Marshall, N. B. (1954) *Aspects of Deep Sea Biology.* Hutchinson; London. 380 pp.
837. Marshall, N. B. (1960) *Discovery Rep.* **31**, 1—122.
838. Marshall, S. M. (1934) *Gt. Barrier Reef Exped. Sci Rept.* **4**, 623—664.
839. Marshall, S. M. (1949) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **28**, 45—122.
840. Marshall, S. M. (1969) *Fich. Ident. Zooplancton* **117—127**.
841. Marshall, S. M. (1973) *Adv. Mar. Biol.* **11**, 57—120.
842. Marshall, S. M., A. G. Nicholls and A. P. Orr (1933—34) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **19**, 823.
843. Marshall, S. M., A. G. Nicholls and A. P. Orr (1935) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **20**, 1—28.
844. Marshall, S. M. and A. P. Orr (1952) *J. Mar Biol. Ass. U.K.* **30**, 527—547.
845. Marshall, S. M. and A. P. Orr (1955a) *The Biology of a Marine Copepod Calanus finmarchicus (Gunnerus)* Oliver & Boyd, Edinburgh. 188 pp.
846. Marshall, S. M. and A. P. Orr (1955b) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **34**, 495—529.
847. Marshall, S. M. and A. P. Orr (1956) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **35**, 587—603.
848. Marshall, S. M. and A. P. Orr (1958) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **37**, 459—472.
849. Marshall, S. M. and A. P. Orr (1960) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **39**, 135—147.
850. Marshall, S. M. and A. P. Orr (1961) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **41**, 463—488.
851. Marshall, S. M and A. P. Orr (1962) *Rapp. P-v Rèun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **153**, 92—98.
852. Marshall, S. M. and A. P. Orr (1966) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **46**, 513—530.
853. Martens, P. (1978) *Fich. Ident. Zooplancton* **163**, 4 pp.
854. Martin, J. H. (1968) *Limnol. Oceanogr.* **13**, 63—71.
855. Martin, J. H. (1970) *Limnol. Oceanogr.* **15**, 756—761.
856. Marumo, R. (1966) *J. Oceanogr. Soc. Japan* **122**, 7—15.
857. Marumo, R. and S. Nagasawa (1973) *J. Oceanogr. Soc. Japan* **129**, 267—275.
858. Matsuzaki, M. (1975) *Oceanogr. Mag.* **26**, 57—62, 63—72.

859. Matthews, J. B. L. (1964) *Sarsia* **16**, 1—46.
860. Matthews, J. B. L. (1966) In H. Barnes (Ed.) *Some Contemporary Studies in Marine Science.* Allen & Unwin; London. pp. 479—492.
861. Matthews, J. B. L. (1967) *Bull. Mar. Ecol.* **6**, 159—179.
862. Matthews, J. B. L. (1969) *Bull. Mar. Ecol.* **6**, 251—273.
863. Matthews, J. B. L. (1973) *Sarsia* **54**, 75—90.
864. Matthews, J. B. L. and J. L. W. Bakke (1977) *Helgolander wiss. Meeresunters* **30**, 47—61.
865. Matthews, J. B. L. and L. Hestad (1977) *Sarsia* **63**, 57—63.
866. Matthews, J. B. L., L. Hestad and J. L. W. Bakke (1978) *Oceanologica Acta* **10**, 277—284.
867. Matthews, J. B. L. and S. Pinnoi (1973) *Sarsia* **52**, 123—144.
868. Mauchline, J. (1959) *Proc. Zool. Soc. Lond.* **132**, 627—639.
869. Mauchline, J. (1960) *Proc. Roy. Soc. Edinb. B.* **67**, 141—179.
870. Mauchline, J. (1966) In H. Barnes (Ed.) *Some Contemporary Studies in Marine Science,* Allen & Unwin; London. pp. 493—510.
871. Mauchline, J. (1972) *Deep-Sea Res.* **19**, 753—780.
872. Mauchline, J. (1973) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **53**, 801—817.
873. Mauchline, J. and L. R. Fisher (1967) *Ser Atlas Mar. Environ.* **13**, 2 pp.
874. Mauchline, J. and L. R. Fisher (1969) *Adv. Mar. Biol.* 7, 1—454.
875. Mayer, A. G. (1910) *Medusae of the World I, II and III* Carnegie Inst; Washington. pp. 499—735.
876. Mayer, A. G. (1912) *Ctenophores of the Atlantic Coast of North America.* Carnegie Inst; Washington Publ. **162**, 58 pp.
877. Mayzaud, P. (1973) *Mar. Biol.* **21**, 19—28.
878. Mayzaud, P. (1976) *Mar. Biol.* **37**, 47—58.
879. Mayzaud, P. and S. Dallot (1973) *Mar. Biol.* **19**, 307—314.
880. Mayzaud, P. and J. L. M. Martin (1975) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **17**, 297—310.
881. Mayzaud, P. and S. A. Poulet (1978) *Limnol. Oceanogr.* **23**, 1144—1154.
882. Meek, R. P. and J. J. Childress (1973) *Deep-Sea Res.* **20**, 1111—1118.
883. Menon, M. D. and K. C. George (1977) In *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton.* NIO — UNESCO, Goa, pp. 205—213.
884. Menon, M. K., P. G. Menon and V. T. Paulinose (1967) *Proc. Symp. Indian Ocean Bull. NISI.* **38**, pp. 753—757.
885. Menon, P. G. and V. T. Paulinose (1973) *IOBC Handbook* **5**, 163—171.
886. Mensah, M. A. (1966) *Proc. Symp. Oceanogr. Fish. Res. Tropical Atlantic.* pp. 50—51.
887. Menzel, D. W. and J. H. Ryther (1961) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **26**, 250—258.
888. Michael, E. L. (1911) *Univ. Calif. Publ. Zool.* **8**, 21—186.
889. Michel, H. B. and M. Foyo (1976) *Caribbean Zooplankton Part. I* ONR., Washington. D. C. 549 pp.
890. Mileikovskiy, S. A. (1966) *Oceanology* **6**, 396—404.
891. Mileikovskiy, S. A. (1968a) *Oceanology* **8**, 553—562.
892. Mileikovskiy, S. A. (1968b) *Mar. Biol.* **1**, 161—167.
893. Mileikovskiy, S. A. (1968c) *Sarsia* **34**, 209—216.
894. Mileikovskiy, S. A. (1969) *Oceanology* **9**, 549—557.
895. Mileikovskiy, S. A. (1970a) *Mar. Biol.* **5**, 180—194.
896. Mileikovskiy, S. A. (1970b) *Mar. Biol.* **6**, 317—334.
897. Millar, R. H. (1952) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **31**, 41—61.
898. Millar, R. H. (1954) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **33**, 33—48.
899. Millar, R. H. (1974) *Mar. Biol.* **28**, 127—129.
900. Millar, R. H. (1974) *Chesapeake Sci.* **15**, 1—8.
901. Milliman, J. D. and T. F. Manheim (1968) *Deep-Sea Res.* **15**, 505—507.
902. Minoda, T. (1967) *Recent Oceanog. Works Japan* **9**, 161—168.
903. Minoda, T. (1972) In A. Y. Takenout (Ed.) *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean. Idemitsu Shoten*; Tokyo. pp. 323—333.
904. Mistakidis, M. N. (1957) *Fish. Invest. Ser. II,* **21**, 1—52.
905. Mitchell, R. (1974) Ph. D. Thesis. Univ. of Southampton.
906. Moguilevsky, A. and M. V. Angel (1975) *Mar. Biol.* **32**, 295—302.

906. Moguilevsky, A. and A. J. Gooday (1971) In H. Löffler and D. Danielopol (Eds.) *Proc. 6th Int. Symp. on Ostracods.* W. Junk; The Hague. pp. 263—270.
907. Moiseev, P. A. (1970) In M. W. Holdgate (Ed.) *Antarctic Ecology I.* Academic Press; London. pp. 213—216.
908. Molloy, F. M. E. (1958) Ph. D. Thesis, Univ. of London.
909. Monroe, C. C. A. (1930) *Discovery Rep.* **2**, 1—222.
910. Monteiro, J. D. C. (1970) M. Sc. Thesis. Univ. of Southampton.
911. Moore, E. and F. Sander (1976) *Estuarine and Coastal Mar. Sci.* **4**, 589—607.
912. Moore, E. and F. Sander (1977) *Ophelia* **16**, 77—96.
913. Moore, H. B. (1949) *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **12**, 1—97.
914. Moore, H. B. (1950) *Biol. Bull. Woods Hole* **99**, 181—212.
915. Moore, H. B. (1952) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **1**, 278—305.
916. Moore, H. B. and E. G. Corwin (1956) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **6**, 273—287.
917. Moore, H. B. and A. C. Frue (1959) *Bull. Mar. Sci.* **9**, 421—440.
918. Moore, H. B. and N. N. Lopez (1970) *Bull. Mar. Sci.* **20**, 980—986.
919. Moraitou-Apostolopoulou, M. (1969) *Mar. Biol.* **3**, 1—3.
920. Moraitou-Apostolopoulou, M. (1971) *Mar. Biol.* **9**, 92—97.
921. Moraitou-Apostolopoulou, M. (1978) *Thalassographica* **2**, 155—172.
922. Moraitou-Apostolopoulou, M. and V. Kiortsis (1973) *Mar. Biol.* **20**, 137—143.
923. Moraitou-Apostolopoulou, M. and V. Kiortsis (1977) *Thalassographica* **1**, 205—213.
924. Moreira, G. S. and W. B. Vernberg (1968) *Mar. Biol.* **1**, 282—284.
925. Morioka, Y. (1972) In A. Y. Takenouti (Ed.) *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean.* Idemitsu Shoten; Tokyo. пп. 309—321.
926. Morris, R. J. (1971a) *Deep-Sea Res.* **18**, 525—529.
927. Morris, R. J. (1971b) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **51**, 21—31.
928. Morris, R. J. (1972) *Mar. Biol.* **16**, 102—107.
929. Morris, R. J. (1973) Ph. D. Thesis. Univ. of Southampton.
930. Morris, R. J., M. E. Armitage, J. E. G. Raymont, C. F. Ferguson and J. K. B. Raymont (1977) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **57**, 181—189.
931. Morris, R. J., C. F. Ferguson and J. E. G. Raymont (1973) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **53**, 657—664.
932. Morris, R. J. and J. R. Sargent (1973) *Mar. Biol.* **22**, 77—83.
933. Morrison, G. (1971) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **28**. 379—381.
934. Morton J. E. (1954) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **33**, 297—312.
935. Morton, J. E. (1957) *Fich. Ident. Zooplancton* **79**, 4 pp. and **80**, 4 pp.
936. Morton, J. E. (1958) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **37**, 287—297.
937. Motoda, S. and R. Marumo (1963) *Proc. Symp. Kuroshio* pp. 40—61.
938. Moyse, J. (1963) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **28**, 175—187.
939. Moyse, J. and E. W. Knight-Jones (1967) *Proc. Symp. on Crustacea MBA India* **2**, 595—611.
940. Mullin, M. M. (1963) *Limnol. Oceanogr.* **8**, 239—240.
941. Mullin, M. M. (1966) In H. Barnes (Ed.) *Some Contemporary Studies in Mari Science.* Allen & Unwin; London. pp. 545—554.
942. Mullin, M. M. (1969) *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **7**, 293—314.
943. Mullin, M. M. (1979) *Limnol. Oceanogr.* **24**, 774—777.
943. Mullin, M. M. and E. R. Brooks (1967) *Limnol. Oceanogr.* **12**, 657—666.
944. Mullin, M. M. and E. R. Brooks (1970a) In J. H. Steele, (Ed.) *Marine Food Chains.* Oliver & Boyd; Edinburgh. pp. 74—95.
945. Mullin, M. M. and E. R. Brooks (1970b) *Limnol. Oceanogr.* **15**, 748—755.
946. Mullin, M. M. and E. R. Brooks (1970c) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **17**, 89—103.
947. Mullin, M. M., E. F. Stewart and F. J. Fuglister (1975) *Limnol. Oceanogr.* **20**, 259—263.
948. Murakami, A. (1959) *Nakai Reg. Fish Res. Lab.* **12**, 1—5.
949. Murray, J. and J. Hjort (1912) *Depths of the Ocean.* Macmillan & Co.; London. 821 pp.
950. Musayeva, E. I. and E. A. Shushkina (1978) *Oceanology* **18**, 343—346.
951. Muus, B. J. (1953) *Fich Ident. Zooplancton* **52**, 6 pp. and **53**, 5 pp.
952. Muus, B. J. (1963) *Fich Ident. Zooplancton* **94**, 5 pp.; **95**, 3 pp.; **96**, 6 pp.; **97**, 5 pp.; **98**, 4 pp.
953. Nagasawa, S. and R. Marumo (1975) *Bull. Plankton Soc. Japan* **21**, 23—40.
954. Nair, K. K. C. (1972) *Current Science* **41**, 185—186.

955. Nair, K K. C. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton.* NIO — UNESCO, Goa, pp. 155—167.
956. Nair, K. K. C. and D. J. Tranter (1971) *J. Mar. Biol. Ass. India* **13**, 203—210.
957. Nair, K. K. C., P. G. Jacob and S. Kumaran (1973) In B. Zeitzschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean.* Chapman & Hall; London; Springer-Verlag; Berlin. pp. 349—356.
958. Nair V. R. (1973) *IOBC Handbook* **5**, 87—96.
959. Nair, V. R. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton,* NIO—UNESCO, Goa, pp. 168—195.
960. Nair, V. R. and T. S. S. Rao (1973) In B. Zeitzchel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean.* Chapman & Hall, London; Springer-Verlag; Berlin. pp. 293—317.
961. Nakai, Z. (1955) *Tokai Reg. Fish. Res. Lab. Spec. Publ.* **5**, 12—24.
962. Nassogne, A. (1970) *Helgolander wiss. Meeresunters* **20**, 333—345.
963. Naylor, E. (1955) *J. Anim. Ecol.* **24**, 255—269.
964. Naylor, E. (1957a) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **36**, 599—602.
965. Naylor, E. (1957b) *Fich. Ident. Zooplancton* **77** and **78**.
966. Naylor, E. (1965) *Adv. Mar. Biol.* **3**, pp.
967. Nellen, W. (1973) In B. Zeitzschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean.* Chapman & Hall; London; Springer-Verlag; Berlin. pp. 415—430.
968. Nellen, W. and G. Hempel (1970) *Wiss. Komm. Meeresforsch.* **21**, 311—348.
969. Nemoto, T. (1957) *Sci. Rep. Whales Res. Inst., Tokyo* **12**, 33—89.
970. Nemoto, T. (1967) *Inf Bull. Plankt. Japan. (Matsue Commem. Vol.)* 158—171.
971. Nemoto, T. (1968a) *Symp. on Antarctic Oceanography.* pp. 240—253.
972. Nemoto, T. (1968b) *J. Oceanogr. Soc. Japan* **24**, 253—260.
973. Nemoto, T. (1970) In J. H. Steele (Ed.) *Marine Food Chains.* Oliver & Boyd, Edinburgh, pp. 241—252.
974. Nemoto, T. (1971/72) *Proc. Roy. Soc. Edinb. B.* **73**, 259—265.
975. Nemoto, T. and Y. Saijo (1968) *J. Oceanogr. Soc. Japan* **24**, 46—48.
976. Nemoto, T., K. Kamada and K. Hara (1972) *Mar. Biol.* **14**, 41—47.
977. Nesis, K. N. (1965) *Oceanology* **5**, 102—108.
978. Nesis, K. N. (1972) *Oceanology* **12**, 416—437.
979. Neto, T. S. (1970) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **159**, 118.
980. Neto, T. S. and J. Paiva (1966) *Notas Mimeogr. Centro. Biol. Aquat. Trop. (Lisbon)* **2**, 51 pp.
981. Nicholls, A. G. (1933a) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **19**, 83—110.
982. Nicholls, A. G. (1933b) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **19**, 139—164.
983. Nival, P. and S. Nival (1976) *Limnol. Oceanogr.* **21**, 24—38.
984. Nival, P., G. Malara, R. Charra, I. Palazzoli and S. Nival (1974) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **15**, 231—260.
985. Nouvel, H. (1943) *Res. Camp. Sci. Monaco* **105**, 1—128.
986. Nouvel, H. (1950) *Fich. Ident. Zooplancton,* **18—27**.
987. Okutani, T. and J. A. McGowan (1969) *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **14**, 1—90.
988. Ommanney, F. D. (1936) *Discovery Rep.* **13**, 277—384.
989. Omori, M. (1965) J. Oceanogr. Soc. Japan **21**, 212—220.
990. Omori, M. (1967) *Deep-Sea Res.* **14**, 525—532.
991. Omori, M. (1969) *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo,* **4**, 1—83.
992. Omori, M. (1970) In J. H. Steele (Ed.) *Marine Food Chains.* Oliver & Boyd, Edinburgh. pp. 113—126.
993. Omori, M. (1974) *Adv. Mar. Biol.* **12**, 233—324.
994. Omori, M. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton,* NIO—UNESCO, Goa, pp. 1—12.
995. Onbe, T. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton,* NIO—UNESCO, Goa, pp. 383—398.
996. Orr, A. P. (1934a) *Proc. Roy. Soc. Edinb. B.* **54**, 51—55.
997. Orr, A. P. (1934b) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **19**, 613—632.
998. Orton, J. H. (1920) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **12**, 339—366.
999. Ostvedt, O. J. (1955) *Hval. Skrifter* **40**, 1—93.
1000. Owre, H. B. (1960) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **9**, 255—322.
1001. Owre, H. B. (1962) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **12**, 489—495.
1002. Owre, H. B. (1972) *Bull. Mar. Sci.* **22**, 483—521.
1003. Owre, H. B. and M. Foyo (1964) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **14**, 359—372.
1004. Paffenhofer, G. A. (1970) *Helgolander Wiss. Meeresunters* **20**, 346—359.

1005. Paffenhofer, G. A. (1971) *Mar. Biol.* **11**, 286—298.
1006. Paffenhofer, G. A. (1973) *Mar. Biol.* **22**, 183—185.
1007. Paffenhofer, G. A. (1976) *Limnol. Oceanogr.* **21**, 39—50.
1008. Paffenhofer, G. A. and R. P. Harris (1976) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **56**, 327—344.
1009. Paffenhofer, G. A. and R. P. Harris (1979) *Adv. Mar. Biol.* **16**, 211—308.
1010. Paffenhofer, G. A. and S. C. Knowels (1979) *J. Mar. Res.* **37**, 35—49.
1011. Panikkar, N. K. and T. S. S. Rao (1973) *IOBC Handbook* **5**, pp. 111—162.
1012. Paranjape, M. A. (1967) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **24**, 1229—1240.
1013. Parin, N. V. (1967) *Oceanology* **7**, 115—121.
1014. Parin, N. V., N. N. Gorbunova and M. Chuvasov (1972) *Oceanology* **12**, 894—899.
1015. Parker, G. H. (1902) *Bull. U. S. Fish. Comm.* **21**, 103—123.
1016. Parsons, T. R. (1976) In D. H. Cushing and J. J. Walsh (Eds.) *The Ecology of the Seas.* Blackwell, Oxford. pp. 81—97.
1017. Parsons, T. R. and D. J. Blackbourn (1968) *Nethl. J. Sea Res.* **4**, 27—31.
1018. Parsons, T. R. and R. J. Lebrasseur (1968) *Calif. Mar. Res. Comm. CALCOFI Rept.* **12**, 54—63.
1019. Parsons, T. R. and R. J. Lebrasseur (1970) in J. H. Steele (Ed.) *Marine Food Chains.* Oliver and Boyd, Edinburgh, pp. 325—343.
1020. Parsons, T. R. and M. Takahashi (1973) *Biological Oceanographic Processes.* Pergamon Press, Oxford. 186 pp.
1021. Parsons, T. R., R. J. Lebrasseur and W. E. Barraclough (1970) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **27**, 1251—1264.
1022. Parsons, T. R., R. J. Lebrasseur and J. D. Fulton (1967) *J. Oceanogr. Soc. Japan* **23**, 10—17.
1023. Parsons, T. R., R. J. Lebrasseur, J. D. Fulton and O. D. Kennedy (1969) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **3**, 39—50.
1024. Patel, B. and D. J. Crisp (1960) *Physiol. Zool.* **33**, 104—119.
1025. Paulinose, V. T. (1973) *IOBC Handbook* **5**, pp. 97—110.
1026. Paulinose, V. T. and P. N. Aravindakshan (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton.* NIO—UNESCO, Goa, pp. 132—136.
1027. Paulsen, O. (1906) *Meddr. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders. Serie Plankton* **1**, 1—21.
1028. Pavshtiks, E. A. (1975) in Z. A. Zvereva (Ed.) *Geographical and Seasonal Variability of Marine Plankton.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. pp. 200—247.
1029. Pearcy, W. G. and C. A. Forss (1969) *Limnol. Oceanogr.* **14**, 755—765.
1030. Pearcy, W. G. and L. F. Small (1968) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **25**, 1311—1316.
1031. Pearre, S. (1973) *Ecology* **54**, 300—314.
1032. Pearre, S. (1979a) *J. Plankton Res.* **1**, 29—44.
1033. Pearre, S. (1979b) *Limnol. Oceanogr.* **24**, 781—782.
1034. Pearse, J. S. (1969) *Mar. Biol.* **3**, 110—116.
1035. Pearse, J. S. (1970) *Bull. Mar. Sci.* **20**, 697—720.
1036. Pearse, J. S. (1972) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **8**, 167—186.
1037. Pearse, J. S. (1978) *Bull. Mar. Sci.* **28**, 92—101.
1038. Permitin, Y. E. (1970) In M. W. Holdgate (Ed.) *Antarctic Ecology 1.* SCAR, Academic Press; London. pp. 177—182.
1039. Peruyeva, Y. G. (1977) *Oceanology* **17**, 719—725.
1040. Peter, G. (1972) *Rec. Zool. Surv. India.* **67**, 343—356.
1041. Peter, G. (1973) *IOBC Handbook* **5**, 76—86.
1042. Peter, G. (1974) *Mahasagar. Bull. Natn. Inst. Oceanogr.* **7**, 95—86.
1043. Peter, G. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton.* NIO—UNESCO. Goa, pp. 87—92.
1044. Peterson, W. T., C. B. Miller and A. Hutchinson (1979) *Deep-Sea Res.* **26**, 467—494.
1045. Petipa, T. S. (1965) *Transl. N. S. 72,* Acad. Sci. U. Kr. S. S. R., 102—110.
1046. Petipa, T. S. (1966) In *Physiology of Marine Animals.* Akad. Nauk. S. S. S. R. pp. 60—81.
1047. Petipa, T. S., E. V. Pavlova and G. N. Mironov (1970) In J. H. Steele (Ed.) *Marine Food Chains.* Oliver and Boyd, Edinburgh. pp. 142—167.
1048. Petipa, T. S., E. V. Pavlova and Y. Sorokin (1973) In M. E. Vinogradov (Ed.) *Life Activity of Pelagic Communities in the Ocean Tropics.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. pp. 135—165.

1049. Petrushevskaya, M. G. (1971a) In B. N. Funnell and W. R. Riedel (Eds.) Micropalaeontology of Oceans. Cambridge Univ. Press. pp. 319—329.
1050. Petrushevskaya, M. G. (1972b) *Oceanology* **12**, 534—545.
1051. Philippon, M. R. (1972) Doctorate Thesis. Univ. de Provence 213 pp.
1052. Pianka, H. D. (1974) In A. V. Giese and J. S. Pearse (Eds.) *Reproduction of Marine Invertebrates* Vol. 1, Academic Press; London, pp. 201—265.
1053. Pierce, E. L. (1941) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **25**, 113—124.
1054. Pierce E. L. (1953) *J. Mar. Res.* **12**, 75—92.
1055. Pike, R. B. and D. I. Williamson (1958) *Fich. Ident. Zooplancton* **81**.
1056. Pilkington, M. C. and V. Fretter (1970) *Helgolander Wiss. Meeresunters* **20**, 576—593.
1057. Pillai, N. K. (1973) *IOBC Handbook* **4**, 1—125.
1058. Pillay, K. K. and N. B. Nair (1971) *Mar. Biol.* **11**, 152—166.
1059. Pirlot, J. M. (1929) *Mem. Soc. Roy. Sci. Liege, Ser. 3* **15**, 1—196.
1060. Pirlot, J. M. (1939) *Res. Camp. Sci. Prince Albert, Monaco,* **102**, 1—64.
1061. Pomeroy, L. R., H. M. Mathews and H. S. Min (1963) *Limnol. Oceanogr.* **8**, 50—55.
1062. Ponomareva, L. A. (1955) *Zool. J.* **34**, 85—97.
1063. Ponomareva, L. A. (1966) *Euphausiids of the North Pacific, their Distribution and Ecology.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. 154 pp.
1064. Posta, A. (1963) *Cah. Biol. Mar.* **4**, 201—210.
1065. Postel, E. (1955) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **137**, 14—16.
1066. Poulet, S. A. (1973) *Limnol. Oceanogr.* **18**, 564—573.
1067. Poulet, S. A. (1974) *Mar. Biol.* **25**, 109—123.
1068. Poulet, S. A. (1976) *Mar. Biol.* **34**, 117—125.
1069. Poulet, S. A. (1977) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **34**, 2381—2387.
1070. Poulet, S. A. and Marsot (1978) *Science* **200**, 1403—1405.
1071. Poulsen, E. M. (1962) *Dana Rept.* **57**, 414 pp.
1072. Poulsen, E. M. (1969a) *Dana Rept.* **75**, 1—100.
1073. Poulsen, E. M. (1969b) *Fich. Ident. Zooplancton* **116**, 7 pp.
1074. Poulsen, E. M. (1973) *Dana Rept.* **84**, 1—224.
1075. Prokhorov V. S. (1968) *Rapp. P-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **158**, 23—31.
1076. Provasoli, L. (1966) In W. T. Edmondson (Ed.) *Marine Biology III* New York Acad. Sci.; New York. pp. 205—242.
1077. Provasoli, L., K. Shiraishi and J. Lance (1959) *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **77**, 250—261.
1078. Prygunkova, R. V. (1968) *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* **182** (6) 1447—1450. (Translation).
1079. Pugh, P. R. (1974) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **54**, 25—90.
1080. Pugh, P. R. (1975) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **20**, 77—97.
1081. Pugh, P. R. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton,* NIO—UNESCO, Goa, pp. 362—378.
1082. Pyefinch, K. A. (1948) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **27**, 464—503.
1083. Qasim, S. Z. (1956) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **21**, 144—155.
1084. Quetin, L. B. and J. J. Childress (1976) *Mar. Biol.* **38**, 327—334.
1085. Radziejewska, T., J. Chojnacki and J. Maslowski (1973) *Mar. Biol.* **23**, 111—113.
1086. Rae, K. M. and J. H. Fraser (1941) *Hull Bull. Mar. Ecol.* **1** (4) 171—238.
1087. Rae, K. M. and C. B. Rees (1947) *Hull. Bull. Mar. Ecol.* **2** (11) 95—132.
1088. Rakusa-Suszczewski, S. (1967) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **31**, 46—55.
1089. Rakusa-Suszczewski, S. (1968) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **32**, 226—231.
1090. Rakusa-Suszczewski, S., M. A. McWhinnie and M. O. Cahoon (1976) *Limnol. Oceanogr.* **21**, 763—765.
1091. Ralph R. (1965) Ph. d. Thesis, Univ. of Southampton.
1092. Ramirez, F. C. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton,* NIO—UNESCO, Goa, pp. 65—68.
1093. Rao, T. S. S. (1973) In B. Zeitzschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean.* Chapman & Hall; London: Springer-Verlag; Berlin, pp. 243—255.
1094. Rao, T. S. S. and S. Kelly (1962) *J. Zool. Soc. India,* **14**, 219—225.
1095. Rao, T. S. S., and L. J. Urosa (1974) *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* **13**, 67—78.
1096. Rassoulzadegan, F. and M. Etienne (1981) *Limnol. Oceanogr.* **26**, 258—270.
1097. Raymont, J. E. G. (1959) *Limnol. Oceanogr.* **4**, 479—491.

1098. Raymont, J. E. G. (1966) In J. B. Cragg (Ed.) *Advances in Ecological Research*. Academic Press; London. pp. 117—205.
1099. Raymont, J. E. G. (1970) In R. Brook Farquhar (Ed.) *Proc. Symp on biological Sound Scattering in the Ocean*. Maury Centre Rept. 005, Washington, D. C., pp. 134—146.
1100. Raymont, J. E. G. (1972) In R. B. Clark and R. J. Wootton (Eds.) *Essays in Hydrobiology*. Univ. of Exeter. pp. 83—91.
1101. Raymont, J. E. G. and B. G. A. Carrie (1964) *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* **49**, 185—232.
1102. Raymont, J. E. G. and R. J. Conover (1961) *Limnol. Oceanogr.* **6**, 154—164.
1103. Raymont, J. E. G. and D. T. Gauld (1951) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **29**, 681—693.
1104. Raymont, J. E. G. and F. Gross (1942) *Proc. Roy. Soc. Edinb. B*, **61**, 267—287.
1105. Raymont, J. E. G. and S. Krishnaswamy (1960) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **39**, 239—248.
1106. Raymont, J. E. G. and S. Krishnaswamy (1968) *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* **53**, 563—572.
1107. Raymont, J. E. G. and E. Linford (1966) *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* **51**, 485—488.
1108. Raymont, J. E. G. and R. S. Miller (1962) *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* **47**, 169—209.
1109. Raymont, J. E. G., J. Austin and E. Linford (1966) In H. Barnes (Ed.) *Some Contemporary Studies in Marine Science*. Allen & Unwin Ltd. London. pp. 597—605.
1110. Raymont, J. E. G., J. Austin and E. Linford (1968) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **48**, 735—760.
1111. Raymont, J. E. G., C. F. Ferguson and J. K. B. Raymont (1973) *Spl. Publ. Mar. Biol. Ass. India*, 91—99.
1112. Raymont, J. E. G., S. Krishnaswamy and J. Tundisi (1967) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **31**, 164—169.
1113. Raymont, J. E. G., R. J. Morris, C. F. Ferguson and J. K. B. Raymont (1975) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **17**, 261—267.
1114. Raymont, J. E. G., R. T. Srinivasagam and J. K. B. Raymont (1969a) *Deep-Sea Res.* **16**, 141—156.
1115. Raymont, J. E. G., R. T. Srinivasagam and J. K. B. Raymont (1969b) *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* **54**, 357—365.
1116. Raymont, J. E. G., R. T. Sri ivasagam and J. K. B. Raymont (1971a) *Deep-Sea Res.* **18**, 1167—1178.
1117. Raymont, J. E. G., R. T. Srinivasagam and J. K. B. Raymont (1971b) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **51**, 581—588.
1118. Razniewski, J. (1970) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **159**, 199—201.
1119. Razouls, S. (1972) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **9**, 145—153.
1120. Redfield, A. C. (1939) *Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **76**, 26—47.
1121. Redfield, A. C. (1941) *Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **80**, 86—110.
1122. Redfield, A. C. and A. Beale (1940) *Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **79**, 459—487.
1123. Rees, W. J. (1966) (Ed.) *The Cnidaria and their Evolution Symp. Zool. Soc. London*, pp. 199—222.
1124. Reeve, M. R. (1963) *J. Exp. Biol.* **40**, 195—205.
1125. Reeve, M. R. (1964) *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.* **14**, 103—122.
1126. Reeve, M. R. (1966) In H. Barnes (Ed.) *Some Contemporary Studies in Marine Science*. Allen & Unwin Ltd.; London. pp. 613—630.
1127. Reeve, M. R. (1970a) In J. H. Steele (Ed.) *Marine Food Chains* Oliver & Boyd; Edinburgh. pp. 168—189.
1128. Reeve, M. R. (1970b) *Bull. Mar. Sci.* **20**, 894—921.
1129. Reeve, M. R. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplancton* NIO—UNESCO, Goa, pp. 528—537.
1130. Reeve, M. R. and T. C. Cosper (1975) In A. C. Giese and J. S. Pearse (Eds.) *Reproduction of Marine Invertebrates* Vol. 2. Academic Press; London. pp. 157—184.
1131. Reeve, M. R. and M. A. Walter (1972a) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **9**, 191—200.
1132. Reeve, M. R. and M. A. Walter (1972b) *Biol. Bull. Woods Hole* **143**, 207—214.
1133. Reeve, M. R. and M. A. Walter (1977) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **29**, 211—221.
1134. Reeve, M. R. and M. A. Walter (1978) *Adv. Mar. Biol.* **15**, 249—287.
1135. Reeve, M. R., J. E. G. Raymont and J. K. B. Raymont (1970) *Mar. Biol.* **6**, 357—364.

1136. Reeve, M. R., M. A. Walter, K. Darcy and T. Ikeda (1977) *Bull. Mar. Sci.* **27**, 105—113.
1137. Reid, D. M. (1955) *Atlantide Rept.* **3**, 7—40.
1138. Reid, J. L., E. Brinton, A. Fleminger, E. L. Venrick and J. A. McGowan (1978) In H. Charnock and G. Deacon (Eds.) *Proc. Gen. Symp. Joint Oceanogr. Ass., Edinburgh* Plenum Press; London. pp. 65—130.
1139. Reid, P. C. and A. W. G. John (1978) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **58**, 551—557.
1140. Renz, G. W. (1976) *Bull. Scripps Inst. Océanogr.* **22**, 1—267.
1141. Repelin, R. (1970) *Cah. ORSTOM. Sér. Océanogr.* **8**, 65—109.
1142. Reshetnjak, V. V. (1966) *Faunna SSSR N. S.* **94**, Nauka, Moscow.
1143. Reshetnjak, V. V. (1971) In B. M. Funnell and W. R. Riedel (Eds.) *Micropalaeontology of Oceans.* Cambridge University Press. pp. 343—349.
1144. Rice, A. L. (1967) *Fich. Ident. Zooplancton* **112**.
1145. Rice, M. E. (1967) *Ophelia* **4**, 143—171.
1146. Rice, M. E. (1975) In A. C. Giese and J. S. Pearse (Eds.) *Reproduction of Mari Invertebrates 2.* Academic Press; London. pp. 67—127.
1147. Richman, S. and J. M. Rogers (1969) *Limnol. Oceanogr.* **14**, 701—709.
1148. Richman, S., D. R. Heinle and R. Huff (1977) *Mar. Biol.* **42**, 69—84.
1149. Riedel, W. R. (1971) In B. M. Funnell and W. R. Riedel (Eds.) *Micropalaeontology of Oceans.* Cambridge Univ. Press. pp. 567—594.
1150. Riley, G. A. (1947) *J. Mar. Res.* **6**, 104—113.
1151. Riley, G. A., H. Stommel and D. F. Bumpus (1949) *Bull. Bingham. Oceanogr. Coll.* **12**, 1—169.
1152. Robertson, A. I. and R. K. Howard (1978) *Mar. Biol.* **48**, 207—213.
1153. Robertson, P. B. (1971) *Bull. Mar. Sci.* **21**, 841—865.
1154. Robertson, S. B. and B. W. Frost (1977) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **29**, 231—244.
1155. Rodhouse, P. G. (1977) Ph. D. Thesis, Univ. of Southampton.
1156. Rodhouse, P. G. (1978) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **34**, 1—22.
1157. Rodriguez, G. (1969) *Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras.* UNAM—UNESCO, pp. 591—600.
1158. Roe, H. S. J. (1972a) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **52**, 315—343.
1159. Roe, H. S. J. (1972b) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **52**, 525—552.
1160. Roe, H. S. J. (1972c) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **52**, 1021—1044.
1161. Roe, H. S. J. (1974) *Mar. Biol.* **28**, 99—113.
1162. Roger, C. (1973a) *Mar. Biol.* **18**, 312—316; 317—320; and 321—326.
1163. Roger, C. (1973b) *Mar. Biol.* **19**, 54—60; 61—65; 66—68.
1164. Roger, C. (1974a) *Mem. ORSTOM* **71**, 1—265.
1165. Roger, C. (1974b) *Cah. ORSTOM Sér. Océanogr.* **12**, 221—239.
1166. Roger, C. (1975) *Mar. Biol.* **32**, 365—378.
1167. Roger, C. (1977) *Proc. Symp. Warm Water Zooplancton.* NIO—UNESCO, Goa, pp. 309—318.
1168. Roger, C. (1978) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **33**, 57—83.
1169. Rojas de Mendiola, B. (1971) In J. D. Costlow (Ed.) *Fertility of the Sea 2.* Gordon & Breach; New York. pp. 417—440.
1170. Roman, M. R. (1978) *Limnol. Oceanogr.* **23**, 1245—1248.
1171. Rose, M. (1929) *Res. Camp. Sci. Monaco,* **78**.
1172. Rose, M. (1933) *Fauné de France 26, Copépodes Pélagiques* Lechavalier; Paris. 374 pp.
1173. Rosenthal, H. and G. Hempel (1970) In J. H. Steele (Ed.) *Marine Food Chai* Oliver and Boyd; Edinburgh. pp. 344—364.
1174. Rossignol. M. (1955) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor Mer* **137**, 17—20.
1175. Rudyakov, Y. A. (1970) *Mar. Biol.* **6**, 98—105.
1176. Rudyakov, Y. A. (1972a) *Oceanology* **12**, 886—890.
1177. Rudyakov, Y. A. (1972b) *Oceanology* **12**, 773—775.
1178. Rudyakov, Y. A. (1973) In M. E. Vinogradov (Ed.) *Life Activity of Pelagic Communities in the Ocean Tropics.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. pp. 240—255.
1179. Rudyakov, Y. A. (1979) *Oceanology* **19**, 196—199.
1180. Rudyakov, Y. A. and V. B. Tseytlin (1976) *Oceanology* **16**, 184—187.
1181. Rudyakov, Y. A. and N. M. Voronina (1973) *Oceanology* **13**, 423—426.
1182. Russell, F. S. (1927) *Biol. Rev.* **2**, 213—256.

1183. Russell, F. S. (1928) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **15**, 429—454.
1184. Pussell, F. S. (1931a) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **17**, 391—414.
1185. Russell, F. S. (1931b) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **17**, 767—775.
1186. Russell, F. S. (1932) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **18**, 131—146 and 147—160.
1187. Russell, F. S. (1933) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **18**, 555—558 and 559—574.
1188. Russell, F. S. (1934a) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **19**, 555—558.
1189. Russell, F. S. (1934b) *Gt. Barrier Reef Exped. Sci. Rept.* **2**, 176—201.
1190. Russell, F. S. (1934c) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **19**, 569—584.
1191. Russell, F. S. (1935a) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **95**, 5—30.
1192. Russell, F. S. (1935b) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **20**, 309—332.
1193. Russell, F. S. (1935c) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **20**, 147—179.
1194. Russell, F. S. (1936) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **20**, 507—522.
1195. Russell, F. S. (1939) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **14**, 171—192.
1196. Russell, F. S. (1953) *The Medusae of the British Isles.* Cambridge Univ. Press. 530 pp.
1197. Russell, F. S. (1967) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **47**, 469—473.
1198. Russell,. F. S. (1970) *The Medusae of the British Isles, II,* Cambridge Univ. Press, 284 pp.
1199. Russell, F. S. (1976) *The Eggs and Planktonic Stages of British Marine Fishes.* Academic Press; London 584 pp.
1200. Russell, F. S. and J. S. Colman (1934) *Gt. Barrier Reef Exped. Sci. Rept.* **2**, 159—176.
1201. Russell, F. S. and J. S. Colman (1935) *Gt. Barrier Reef Exped. Sci. Rept.* **2**, 203—276.
1202. Russell, F. S. and W. J. Rees (1960) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **39**, 303—317.
1203. Russell, F. S., A. J. Southward, G. T. Boalch and E. I. Butler (1971) *Nature,* **234**, 468—470.
1204. Ruud, J. T. (1929) *Rapp. P-v Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **56**, 1—84.
1205. Ryland, J. S. (1964) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **44**, 343—364.
1206. Saidova, K. M. (1972) In B. G. Bogorov (Ed.) *Fauna of the Kurile-Kamchatka Trench and its Environment.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. pp. 174—176.
1207. Sakthivel, M. (1973) In B. Zeitzschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean* Chapman & Hall; London; Springer-Verlag; Berlin. pp. 383—397.
1208. Sale, P. F., P. S. McWilliam and D. T. Anderson (1976) *Mar. Biol.* **34**, 59—66.
1209. Samain, J.-F. and J. Boucher (1974) *Ann. Inst. Océanogr., Paris* **50**, 199—205.
1210. Samain, J.-F., J. Y. Daniel and J. R. LeCoz (1977) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **29**, 279—289.
1211. Sameoto, D. D. (1972) *J. Fish. Res. Bd. Can.* **29**, 987—996.
1212. Sameoto, D. D. (1977) *Fish. and Marine Service Tech. Rept. 742.* Bedford Institute; Canada. 25 pp.
1213. Sanders, H. L. (1956) *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* **15**, 345—414.
1214. Santander, H. and O. S. de Castillo (1977a) *Bol. Inst. Mar. Peru* **3**, 73—94.
1215. Santander, H. and O. S. de Castillo (1977b) In *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton.* NIO—UNESCO, Goa, pp. 105—123.
1216. Santhakumari, V. and M. Vannucci (1977) In Proc. Symp. Warm Water Zooplank-*ton.* NIO—UNESCO, Goa, pp. 354—361.
1217. Saraswathy, W. (1973) *IOBC Handbook* **6**, 190—195.
1218. Sargent, J. R. and R. F. Lee (1975) *Mar. Biol.* **31**, 15—23.
1219. Sargent, J. R., R. R. Gatten, E. D. S. Corner and C. C. Kilvington (1977) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **57**, 525—533.
1220. Sargent, J. R., R. R. Gatten and R. McIntosh (1974) *Comp. Biochem. Physiol.* **47B** 217—227.
1221. Sargent, J. R., R. G. Morris and R. McIntosh (1978) *Mar. Biol.* **46**, 315—320.
1222. Sars, G. O. (1902) *An Account of the Crustacea of Norway* **4**, Bergen, 171 pp.
1223. Sars, G. O. (1918) *An Account of the Crustacea of Norway* **6**, Bergen, 225 pp.
1224. Sars, G. O. (1921) *An Account of the Crustacea of Norway* **7**, Bergen, 32 pp.
1225. Sars, G. O. (1925) *Res. Camp. Sci. Monaco,* **69**.
1226. Savage, R. E. (1956) *Fish. Invest. Ser. II* **20**, 1—22.
1227. Schallek, W. (1932) *Biol. Bull. Woods Hole* **82**, 112—126.
1228. Schallek, W. (1943) *Biol Bull. Woods Hole* **84**, 98—105.

1229. Scheltema, R. S. (1966) *Deep-Sea Res.* **13**, 83—95.
1230. Scheltema, R. S. (1970) *Mar. Biol.* **7**, 47—48.
1231. Scheltema, R. S. (1971) *Mar. Biol.* **11**, 5—11.
1232. Scheltema, R. S. (1972) In B. Battaglia (Ed.) *5th European Mar. Biol. Symp.* Piccin Editore; Padua. pp. 101—114.
1233. Scheltema, R. S. (1974) *Thalassia Jugoslavica* **10**, 263—296.
1234. Scheltema, R. S. (1975) *Estuarine Res.* **1**, 372—391.
1235. Scheltema, R. S. and J. R. Hall (1975) *Proc. Int. Symp. Biol. Sipincula & Echiura I*, Kotor. pp. 103—115.
1236. Schram, T. A. (1968) *Ophelia* **5**, 221—243.
1237. Seapy, R. R. (1974) *Mar. Biol.* **24**, 243—250.
1238. Seguin, G. (1966) *Bull. Inst. Franc. Afriq. Noire* **28A**, 1—90.
1239. Seguin, G. (1968) *Deep-Sea Res.* **15**, 491—492.
1240. Seguin, G. (1970) *Bull. Inst. Fond. Afriq. Noire*, **32A**, 607—663.
1241. Seki, H. (1973) *La mer, Bull. Soc. Franco-Jap d'Océanogr.* **2**, 153—158.
1242. Sekiguchi, H. (1975a) *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.* **2**, 1—10.
1243. Sekiguchi, H. (1975b) *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.* **2**, 29—38.
1244. Semenova, T. N. (1974) *Oceanology* **14**, 272—276.
1245. Sentz-Braconnot, E. (1965) *Cah. Biol. Mar.* **6**, 191—194.
1246. Seridji, R. (1968) *Pelagos* **10**, 91—107.
1247. Sewell, R. B. S. (1947) *John Murray Expdn. Sci. Rept.* **8**, 1—303.
1248. Sewell, R. B. S. (1948) *John Murray Expdn. Sci. Rept.* **8**, 321—592.
1249. Sewell, R. B. S. (1953) *John Murray Expdn. Sci. Rept.* **10**, 1—90.
1250. Sheader, M. (1974) *Proc. Challenger Soc.* **4**, 247.
1251. Sheader, M. (1977) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **57**, 943—954.
1252. Sheader, M. and F. Evans (1975) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **55**, 641—656.
1253. Sheard, K. (1953) *Rep. BANZ. Antarctic Res. Exped. Ser. B.* **8**, 1—72.
1254. Shelbourne, J. E. (1953) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **32**, 149—159.
1255. Shelbourne, J. E. (1957) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **36**, 539—552.
1256. Shelbourne, J. E. (1962) *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **42**, 243—252.
1257. Shelbourne, J. E., J. D. Riley and G. T. Thacker (1963) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **28**, 50—69.
1258. Sherman, K. (1963) *Limnol. Oceanogr.* **8**, 214—227.
1259. Sherman, K. and E. G. Schaner (1968) *Limnol. Oceanogr.* **13**, 618—625.
1260. Shih, C. T. (1969) *Dana Rept.* **74**, 1—100.
1261. Shih, C. T. and M. J. Dunbar (1963) *Fich. Ident. Zooplancton* **104**, 6 pp.
1262. Shiraishi, K. and L. Provasoli (1959) *Int. Oceanogr. Congress* A. A. A. S; Washington. pp. 951—952.
1263. Shoemaker, C. R. (1945) *Zoologica, New York*, **30**, 185—266.
1264. Shushkina, E. A., Y. Y. Kislyakov and A. F. Pasternak (1974) *Oceanology* **14**, 259—265.
1265. Shuvalov, V. S. (1965) *Oceanology* **5**, 116—123.
1266. Shuvalov, V. S. (1975) In Z. A. Zvereva (Ed.) *Geographical and Seasonal Variability of Marine Plankton.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem. pp. 169—185.
1267. Sidhu, G. S., W. A. Montgomery, G. L. Holloway, A. R. Johnson and D. M. Walker (1970) *J. Sci. Ed. Agric.* **21**, 293—296.
1268. Sivertsen, E. and L. B. Holthuis (1956) *Rep. Sci. Res. Michael Sars Expedn.* **5** (12) 1—54.
1269. Skogsberg, T. (1920) *Zool. Bidr. Upps. Suppl.* **1**, 784 pp.
1270. Small, L. F. and S. W. Fowler (1973) *Mar. Biol.* **18**, 284—290.
1271. Small, L. F. and J. F. Hebard (1967) *Limnol. Oceanogr.* **12**, 272—280.
1272. Smayda, T. J. (1966) *Int. American Tropical Tuna Comm. Bull.* **11**, 355—612.
1273. Smidt, E. L. B. (1951) *Meddr. Komm. Danm. Fisk. -og Havunders Serie Fiskeri* **11** (6), 1—151.
1274. Smith, K. L. and J. M. Teal (1973) *Depp-Sea Res.* **20**, 853—858.
1275. Soares, M. (1957) M. Sc. Thesis. Univ. of Southampton.
1276. Somme, J. D. (1934) *Rep. Norway Fish and Mar. Invest.* **4** (9), 1—163.
1277. Van Soest, R. W. M. (1973) *Bijdragen tot de Dierkunde* **43**, 119—125.
1278. Sorokin, J. I. (1971) *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* **56**, 1—48.
1279. Sorokin, J. I. (1977) *Mar. Biol.* **41**, 107—117.

1280. Sournia, A. (1969) *Mar. Biol.* **3**, 287—303.
1281. Southward, A. J. (1961) *J. Biol. Ass. U. K.* **41**, 17—35.
1282. Southward, A. J. (1962) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **42**, 275—375.
1283. Spoel, S. van der (1967) *Noorduyn en Zoon,* Gorinchem, Netherlands. 375 pp.
1284. Spoel, S. van der (1972) *Fich. Ident. Zooplancton, 140—152.* 12 pp.
1285. Spooner, G. M. (1933) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **19**, 385—438.
1286. Srinivasagam, R. T., J. E. G. Raymont, C. F. Moodie and J. K. B. Raymont (1971) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **51**, 917—925.
1287. Stander, G. H. and A. H. B. de Decker (1969) *Indestl. Rep. Div. Sea S. Africa* **81.** 1—46.
1288. Stebbing, T. R. R. (1888) Challenger Rept. **29**, 1—1737.
1289. Steele, J. H. (1978) *Spatal Pattern in Plankton Communities.* Plenum Press; London. pp. 1—20.
1290. Steemann Nielsen, E. (1937) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **12**, 147—153.
1291. Stephen, A. C. (1931) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **17**, 277—300.
1292. Stephen, A. C. (1938) *J. Anim. Ecol.* **7**, 130—143.
1293. Stephensen, K. (1923) *Vidensk. Medd. Dansk Naturhistorisk Foreng Copenhagen* **76**, 5—20.
1294. Stephensen, K. (1924) *Rept. Danish Oceanogr. Exped. Mediterranean* **2**, D4 71—149.
1295. Stephensen, K. (1925) *Rept. Dan. Ocenogr. Exped. 1908—1910. 2 Biology,* 151—252.
1296. Stephensen, K. (1935) *Meddr. Grønland (Godthaab Expedn. 1928)* **80**, 1—94.
1297. Stephenson, A. (1934) *Gt. Barrier Reef Exped. Sci. Rept.* **3**, 247—272.
1298. Stepien, W. P. (1976) *Mar. Biol.* **38**, 1—16
1299. Stiasny, G. (1934) *Discovery Rep.* **8**, 329—396.
1300. Stiasny, G. (1940) *Dana Rept.* **4**, No. 18.
1301. Støp-Bowiz, C. (1948) *Rep. Sci. Results* 'Michael Sars' *N. Atlantic Deep Sea Exped. 1910.* **5** (8), 1—91.
1302. Suda, A. (1973) In Zeitschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean.* Chapman & Hall; London: Springer-Verlag; Berlin. pp. 431—449.
1303. Sund, O. (1932) *Sci. Rept. Michael Sars N. Atlantic Exped.* **3**, Part II.
1304. Sushchenya, L. M. (1970) In J. H. Steele (Ed.) *Marine Food Chains.* Olver and Boyd, Edinburgh pp. 127—141.
1305. Suyama, M., K. Nakajima and J. Nonaka (1956) *Bull Jap. Soc. Scient. Fish.* **31, 302—306.**
1306. Swanberg, W. (1974) *Mar. Biol.* **24**, 69—76.
1307. Taguchi, S. and H. Ishii (1972) In A. Y. Takenouti (Ed.) *Biological Oceanography of the Northern North Pactific Ocean.* Idemitsu Shoten; Tokyo. pp. 419—431.
1308. Tattersall, O. S. (1955) *Discovery Rep.* **28**, 1—190.
1309. Tattersall, W. M. (1911) *Nordisches Plankton* **6**, 181—313.
1310. Tattersall, W. M. (1936a) *Gt. Barrier Reef Expedn. Sci. Rept.* **2**, 277—290.
1311. Tattersall, W. M. (1936b) *Zoologica* **21**, 95—96.
1312. Tattersall, W. M. (1939) *John Murray Expedn. Sci. Rept.* **5**, 203—240.
1313. Tattersall, W. M. (1951) *Bull. U. S. Nat. Mus.* **201**, 1—292.
1314. Tattersall, W. M. and O. S. Tattersall (1951) *The British Mysidacea Ray Soc. London. 460 pp.*
1315. Tayares, D. O. (1967) *Bolm. Inst. Oceanogr. Sao Paulo* **16**, 87—97.
1316. Teal, J. M. (1971) *Am. Zoologist.* **11**, 571—576.
1317. Teal, J. M. and F. G. Carey (1967a) *Limnol. Oceanogr.* **12**, 548—550.

1318. Teal., J. M. and F. G. Carey (1967b) *Deep-Sea Res.* **14**, 725—733.

1319. Teal, J. M. and J. Kanwisher (1966) *J. Mar. Res.* **24**, 4—14.

1320. Tebble, N. (1960) *Discovery Rep.* **30**, 161—300.

1321. Tebble, N. (1962) *Bull. Mus. Nat. Hist.* 7 (9), 373—492.

1322. Templeman, W. (1961) *Rapp. P-v. Réin Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **150**, 154—156.

1323. Templeman, W. (1968) *Rapp. P-v Réun Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **158**, 41—53.

1324. Tesch, J. J. (1946) *Dana Rept.* **5**, 82 pp.

1325. Tesch, J. J. (1947) *Fich. Ident. Zooplancton* **8**, 6 pp.

1326. Tesch, J. J. (1948) *Dana Rept.* **5**, 1—35.

1327. Tesch, J. J. (1949) *Dana Rept.* **34**, 1—53.

1328. Tesch, J. J. (1950) *Dana Rept.* **36**, 1—55.

1329. Teixeira, C., J. Tundisi and M. B. Kutner (1965) *Bolm. Inst. Oceanogr. Sao Paulo* **14**, 13—42.

1330. Thamdrup, H. M. (1935) *Meddr. Komm. Danm. Fisk -og Havunders. Serie Fiskeri* **10** (2), 1—125.

1331. Thiel, H. (1966) In W. J. Rees (Ed.) *The Chidaria and their Evolution Symp. Zool. Soc. London, pp. 77—117.*

1332. Thiriot, A. (1972) *Vie et Milieu* **25**, 243—295.

1333. Thiriot, A. (1977) *Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan* ORSTOM. **8**, 1—72.

1334. Thiriot-Quievreux, C. (1973) *Publ. CNEXO, Ser. Res. Camp. Mer* **06**, 159—262.

1335. Thompson, H. (1948) *Pelagic Tunicates of Australia.* CSIRO Australia. Melbourne. 196 pp.

1336. Thorson, G. (1950) *Biol. Rev.* **25**, 1—45.

1337. Thorson, G. (1957) In J. W. Hedgpeth (Ed.) *Treatise on Marine Ecology and Paleo-ecology I, Ecology. Geo. Soc. Amer. Memoir* **67**, 461—534.

1338. Thorson, G. (1961) In M. Sears (Ed.) *Oceanography A. A. A. S. Publ.* **67**, 455—474.

1339. Thorson, G. (1964) *Ophelia* **1**, 167—208.

1340. Thurston, M. H. (1976a) *J. Mar Biol. Ass. U. K.* **56**, 359—382.

1341. Thurston, M. H. (1976b) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **56**, 383—470.

1342. Thurston, M. H. in M. Angel (Ed.) *A Voyage of Discovery.* Pergamon, Oxford, pp. 499—536.

1343. Tidmarsh, W. G. (1973) *Arctic Inst. N. Am., Baffin Bay-North Water Project. Sci. Rept.* **3**, 181 pp.

1344. Timonin, A. G. (1968) *Oceanology* **8**, 702—709.

1345. Timonin, A. G. (1971) *Mar. Biol.* **9**, 281—289.

1346. Tjuleva, L. S. (1971) In M. Uda (Ed.) *The Ocean World.* Proc. Joint Oceanogr. Assembly Tokyo. Japan Soc. Promotion Science. pp. 437—438.

1347. Tjuleva, L. S. (1973) *Oceanology* **13**, 268—273.

1348. Tokioka, T. (1960) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **8**, 352—443.

1349. Tokioka, T. (1964) *Sci. Rep. Jap. Antarct. Res. Exped. E.* **21**, 16 pp.

1350. Tokioka, T. (1965) *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **13**, 231—242.

1351. Tomasini, J. A. and J. Mazza (1978) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **38**, 154—179.

1352. Totton, A. K. (1954) *Discovery Rep.* **27**, 1—162.

1353. Totton, A. K. and H. E. Bargmann (1965) *A. Synopsis of the Siphonophera.* Brit. Mus. Nat. Hist.; London, 230 pp.

1354. Totton, A. K. and J. H. Fraser (1955) *Fich. Ident. Zooplancton* **55**, 4 pp., **61**, 4 pp. **62**, 4 pp.

1355. Tranter, D. J. (1962) *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* **13**, 106—142.

1356. Tranter, D. J. (1963) *Nature, Lond.* **198**, 1179—1180.

1357. Tranter, D. J. (1973) In B. Zeitschel (Ed.) *The Biology of the Indian Ocean. Chapman* & Hall; London; Springer-Verlag; Berlin. pp. 487—520.

1358. Tranter, D. J. and Abraham, S. (1971) *Mar. Biol.* **11**, 222—241.

1359. Tranter, D. J. and J. George (1972) *Proc. Symp. Corals and Coral Reefs. 1964* Mar. Biol. Ass. India. pp. 239—256.

1360. Tranter, D. J. and J. D. Kerr (1969) *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* **20**, 77—84.

1361. Tranter, D. J. and P. E. Smith (1968) In *Zooplankton Sampling.* Monographs on Oceanographic Methodology **2**, UNESCO' Paris. pp. 27—56.

1362. Travers, A. and M. Travers (1970) *Tethys* **2**, 639—646.

1363. Tregouboff, G. (1963) *Rapp. P-v Comm. Int. Explor. Mer. Medit.* **17**, 531—538.

1364. Tregouboff, G. and M. Rose (1957) *Manuel de Planctonologie Mediterranéenne Centre National Rech. Sci. Paris I, 587 pp.*

1365. Troost, D. G. (1975) *Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam* **4**, 201—211.

1366. Troost, D. G., A. B. Sutomo and L. F. Wenno (1976) *Marine Research in Indonesia* **16**, 31—44.

1367. Tsalkina, A. V. (1972) *Oceanology* **12**, 566—576.

1368. Tseytlin, V. B. (1967) *Oceanology* **16**, 77—507.

1369. Tseytlin, V. B. (1977) *Oceanology* **17**, 351—355.

1370. Tsyban, A. (1971) *Abstract. Proc. Joint Oceanogr. Assembly (Tokyo) 37—7,* pp. 276—277.

1371. Tundisi, T. (1970) *Bolm. Inst. Oceanogr. Sao Paulo* **19**, 131—144.

1372. UNESCO (1968) *Zooplakton Sampling.* Monographs on Oceanographic Methodology **2**, UNESCO' Paris. 174 pp.

1373. Unteruberbacher (1964) *Invest. Rept. Div. Sea Fish* **11**, 1—42.

1374. Urosa, L. J. and T. S. S. Rao (1974) *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* **13**, 53—66.

1375. Urry, D. L. (1965). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **45**, 49—58.

1376. Ussing, H. H. (1938) *Meddr. Crønland* **100**, 1—108.

1377. Vane, F. R. and J. M. Colebrook (1962) *Bull. Mar. Ecol.* **5**, 247—253.

1378. Vannucci, M. (1968) In *Zooplankton Sampling.* Monographs on Oceanographic Methodology **2**, UNESCO' Paris. pp. 77—86.

1378. Vannucci, M. and D. Navas (1973a) In B. Zeitzschel (Ed.) *The Biology of the Indi Ocean.* Chapman & Hall; London: Springer-Verlag; Berlin. pp. 273—281.

1379. Vannucci, M. and D. Navas (1973b) *IOBC Handbook* **5**, pp. 1—54.

1380. Vannucci, M., V. Zanthakumari and E. P. Dos Santos (1970) *Mar. Biol.* **7**, 49—58.

1381. Ventkataramanujam, K. and K. Ramamorthi (1977) In *Proc. Symp. Warm Water Zooplankton,* NIO—UNESCO' Goa, pp. 474—485.

1382. Venter, G. E. (1969) *Invest. Rept. S. W. Afr. Mar. Res. Lab.* **16**, 73 pp.

1383. Vervoort, W. (1951a) *Verh. Acad. Wet. Amst. Afd. Nat.* **2**, 1—156.

1384. Vervoort, W. (1951b) *Fich. Ident. Zooplancton* ((farran revised) **32—39.**

1385. Vervoort, W. (1952) *Fich. Ident. Zooplancton,* **41**—**49.**

1386. Vervoort, W. (1963) *Atlantide Rep.* **7**, 77—194.

1387. Vervoort, W. (1965) *Atlantide Rep.* **8**, 9—216.

1388. Vinogradov, M. E. (1962a) *Depp-Sea Res,* **8**, 251—258.

1389. Vinogradov, M. E. (1962b) *Rapp. P-v Réun Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **153**, 114—119.

1389a. Vinogradov, M. E. (1970) In *Vertical Distribution of the Oceanographic. Zooplankton.* Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem. 339 pp.

1390. Vinogradov, M. E. (1972a) In A. Y. Takenouti (Ed.) *Biological Oceanography of the North Pacific Ocean.* Idemitsu Shoten; Tokyo. pp. 333—340.

1391. Vinogradov, M. E. (1972b) In B. G. Bogorov (Ed.) *Fauna of the Kurile-Kamchatka Trench and its Environment.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, pp. 104—123.

1392. Vinogradov, M. E. (1973) *Life Activity of Pelagic Communities in the Ocean Tropics.* Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 298 pp.

1393. Vinogradov, M. E. and V. V. Menshutkin (1977) In E. D. Goldberg, S. H. McCave, J. J. O'Brien and J. H. Steele (Eds.) *The Sea.* Wiley Interscience; New York. pp. 891—921.

1394. Vinogradov, M. E. and N. V. Parin (1973) *Oceanology* **13**, 104—113.

1395. Vinogradov, M. E. and A. F. Sazhin (1978) *Oceanology* **18**, 205—209.

1396. Vinogradova, Z. A. (1960) *Dokl. Acad. Nauk. SSSR.* **133**, 680—682.

1397. Vitiello, P. (1964) *Pelagos* **2**, 5—42.

1398. Vladimirskaya, Y. V. (1976) *Oceanology* **15**, 359—362.

1399. Vlymen, W. J. (1970) *Limnol. Oceanogr.* **15**, 348—356.

1400. Voronina, N. M. (1970) *Antarctic Ecology* **1**, 160—172.

1401. Voss, G. L. (1971) *Bull. Mar. Sci.* **21**, 1—34.

1402. Vyshkvartseva, N. V. (1975) In Z. A. Zvereva (Ed.) *Geographical and Seasonal Variability of Marine Plankton.* Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem. pp. 186—199.

1403. Walne, P. R. (1963) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **42**, 767—784.

1404. Waterman, T. H., R. F. Nunnemacher, F. A. Chace and G. L. Clarke (1939) *Biol. Bull. Woods Hole* **76**, 256—279.

1405. Webb, L. K. and R. E. Johannes (1967) *Limnol. Oceanogr.* **12**, 376—382.

1406. Wells, J. B. J. (1970) *Fich. Ident. Zooplancton* **133**, 4 pp.

1407. Werner, B. (1971) *Nature, Lond.* **232**, 582—583.

1408. Wesenberg-Lund, E. (1939) *Rep. Danish Oceanogr. Exped. 1908—10 to the Mediterranean·Adjacent Sea. Biology* **2**, 1—46.

1409. Wheeler, A. (1969) *The Fishes of the British Isles and North-West Europe* Macmillan; London. 613 pp.

1410. Wheeler, E. H. (1970) *Atlantic Deep-Sea Calanoid Copepoda. Smithsonian Contrib. Zool.* **55**, 1—31.

1411. Whiteley, G. C. (1948) *Ecol. Monogr.* **18**, 234—264.

1412. Wiborg, K. F. (1948a) *Rep. Norweg. Fish and Mar. Invest.* **9** (3) 1—27.

1413. Wiborg, K. F. (1948b) *Rep. Norweg. Fish. and Mar. Invest.* **9** (4) 1—17.

1414. Wiborg, K. F. (1949) *Rep. Norweg. Fish. and Mar. Invest.* **9** (8) 1—27.

1415. Wiborg, K. F. (1954) *Rep. Norweg. Fish. and Mar. Invest.* **11** (1) 1—246.

1416. Wiborg, K. F. (1955) *Rep. Norweg. Fish and Mar. Invest.* **11** (4) 1—66.

1417. Wiborg, K. F. (1960) *Rep. Norweg. Fish and Mar. Invest.* **12** (8) 1—18.

1418. Wiborg, K. F. (1971) *Fisk Dir. Skr. Ser. Havunders.* **16**, 10—35.

1419. Wickstead, J. H. (1958) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **23**, 341—353.

1420. Wickstead, J. H. (1959) *J. Anim. Ecol.* **28**, 69—72.

1421. Wickstead, J. H. (1963) *Proc. Zool. Soc. London* **141**, 577—608.

1422. Wickstead, J. H. (1968) *J. Zool. London* **155**, 253—269.

1423. Wiebe, P. H. (1971) *Limnol. Oceanogr.* **16**, 29—38.

1424. Wiebe, P. H., S. Boyd and J. L. Cox (1975) *Fish Bull. US.* **73**, 777—786.

1425. Wiebe, P. H., L. P. Madin, L. R. Haury, G. R. Harbison and L. M. Philbin (1979) *Mar. Biol.* **53**, 249—255.

1426. Williamson, D. I. (1957) *Fich. Ident. Zooplancton* **67** and **68.**

1427. Williamson, D. I. (1967) *Fich. Ident. Zooplancton* **109.**

1428. Williamson, D. I. (1969) *Crustaceana*, **16**, 210—213.

1429. Wilson, C. B. (1932) *Bull. 158.* U. S. National Museum (Smithsonian Inst.) Washington. 623 pp.

1430. Wilson, C. B. (1942) *Carnegie Inst Washington Publ.* **536.** 237 pp.

1431. Wilson, C. B. (1950) *Bull. 100* U. S. National Museum (Smithsonian Inst.) Washington, pp. 141—441.

1432. Wilson, D. P. (1937) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **22**, 227—243.

1433. Wilson, D. P. (1948) *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **27**, 723—760.

1434. Wilson, D. S. (1973) *Ecology* **54**, 909—915.

1435. Wimpepnny, R. S. (1937) *Fish. Invest. Lond. Ser. II* **15** (3) 1—53.

1436. Wimpenny, R. S. (1938) *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **13**, 323—326.

1437. Wolf, T. (1962) *Galathea Report* **6**, 1—320.

1438. Woodmansee, R. A. (1958) *Ecology* **39**, 247—262.

1439. Woodmansee, R. A. (1966) *Ecology* **47**, 847—850.

1440. Wyatt, T. (1973) *Mar. Biol.* **22**, 137—158.

1441. Yamaguchi, M. (1970) *Rec. Oceanogr. Works Japan* **10**, 147—155.

1442. Yonge, C. M. (1926) *J. Linn. Soc.* **36**, 417—429.

1443. Yonge, C. M. (1928) *Biol. Rev.* **3**, 21—76.

1444. Zaika, V. Y. (1972) *Oceanology* **12**, 408—414.

1445. Zaika, V. Y. and T. Y. Averina (1968) *Oceanology* **8**, 843—845.

1446. Zaika, V. Y. and N. A. Ostrovskaya (1972) *Oceanology* **12**, 725—729.

1447. Zaikin, A. N. and Y. A. Rudyakov (1976) *Oceanology* **16**, 517—519.

1448. Zaikin, A. N. and Y. A. Rudyakov (1977) *Oceanology* **17**, 88—89.

1449. Zaitsev, Y. P. (1971) *Marine Neustonology.* Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem. 207 pp.

1450. Zalkina, V. A. (1970) *Mar. Biol.* **5**, 275—282.

1451. Zei, M. (1967) *Proc. Symp. Oceanogr. & Fisheries Resources of the Tropical Atlantic.* UNESCO, p. 69.

1452. Zeitschel, B. (1966) *Veroff. Inst. Meeresforch. Bremerh.* **2**, 293—300.

1453. Zeitzschel, B. (1967) *Helgolander Wiss. Meeresunters.* **15**, 589—601.

1454. Zelickman, E. A. (1969) *Oceanology* **9**, 558—564.

1455. Zelickman, E. A. (1972) *Mar. Biol.* **18**, 256—264.

1456. Zelickman, E. A., V. I. Gelfand and M. A. Shifrin (1969) *Mar. Biol.* **4**, 167—173.

1457. Zenkevitch, L. A. (1963) *Biology of the Seas of the U. S. S. R.* Allen & Unwin; London. 955 pp.

1458. Zenkevitch, L. A. and J. A. Birstein (1956) *Deep-Sea Res.* **4**, 54—64.

1459. Zeuthen, E. (1947) *C-r. Trav. Lab. Carlsberg. Ser. Chim.* **126**, 17—161.

1460. Zhuravlev, V. M. (1977) *Oceanology* **17**, 81—83.

1461. Zhuravlev, V. M. and M. Y. Neyman (1976) *Oceanology* **16**, 193—195.

1462. Zilanov, V. K. (1968) *Rapp. P-v Réun Cons. Perm. Int. Explor. Mer* **158**, 116—125.

1463. Zoppi, E. (1964) *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* **3**, 15—81.

1464. Zo, Z. (1973) *Limnol. Oceanogr.* **18**, 750—756.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 5. Вертикальные миграции зоопланктона 5

Онтогенетические миграции 5
Суточные вертикальные миграции 12

Глава 6. Пища, питание и дыхание зоопланктона 44

Пища и питание 44
Количество пищи 94
Дыхание 122

Глава 7. Метаболизм и биохимический состав 159

Обмен веществ и экскреция у зоопланктона . 159
Ассимиляция . 190
Скорость и эффективность роста . 201
Биохимический состав и пути метаболизма 223

Глава 8. Водные массы и популяции зоопланктона (виды-индикаторы) 263

Арктический зоопланктон 267
Бореальный зоопланктон 269
Сезонное размножение 270
Планктонные виды-индикаторы 272
Зоопланктон Северной Пацифики 286
Зоопланктон у берегов Марокко, Юго-Западной Африки и в Средиземном море . 294
Зоопланктон других районов 301
Антарктический зоопланктон 308
Группировки видов и данные регистрации планктона 312

Список литературы 324

ДЖОН ЭДВИН ДЖОРДЖ РАЙМОНТ

ПЛАНКТОН И ПРОДУКТИВНОСТЬ ОКЕАНА

Т. 2. ЗООПЛАНКТОН

Часть II

Зав. редакцией *В. Е. Машковский*
Редактор *Л. Л. Кожина*
Художественный редактор *Т. И. Мельникова*
Технический редактор *И. В. Макарова*
Корректор *В. И. Хомутова*

ИБ № 5302

Сдано в набор 04.03.87. Подписано к печати 06.07.87. Формат $60\times90^1/_{16}$. Бумага офсетная № 1. Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 22,5. Усл. кр.-отт. 22,5. Уч.-изд. л. 27,75. Изд. № 139. Тираж 580 экз. Заказ №3959
Цена 5 р. 60 к.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Агропромиздат», 107807, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18

Диапозитивы изготовлены в Ярославском полиграфкомбинате Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, 150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.

Отпечатано с диапозитивов в Московской типографии № 9 НПО «Всесоюзная книжная палата» Госкомиздата. 109033, Москва, Волочаевская, 40.

В 1987 ГОДУ

В ВО «АГРОПРОМИЗДАТ»

выходит в свет книга

Левасту Т., Ларкинз Г. **Морская промысловая экосистема.** Количественная оценка параметров и регулирование рыболовства. Пер. с англ., Англия, 1981, 12 л.

В книге описаны морские экосистемы и методы количественной оценки одного из их компонентов — рыбных ресурсов, процессы, происходящие в рыбных популяциях, и их влияние на биомассу. Приведены расчетные формулы и методики построения моделей рыбных экосистем. Изложены роль планктона и бентоса в экосистеме рыб, перечислены все основные данные, необходимые для моделирования рыбных экосистем.

Для научных работников и аспирантов.

В 1988 ГОДУ

В ВО «АГРОПРОМИЗДАТ»

выходит в свет книга

Г е н ц и Я., Т а х и Б. **Угорь.** Пер. с венг., ВНР, 1985, 15 л.

В книге рассмотрены вопросы рентабельного разведения, интенсивного выращивания, отлова и транспортировки угрей. Описаны биология, болезни и паразиты, способы переработки, приведены рецепты блюд из угря.

Для рыбоводов, ихтиологов, руководителей рыбоводных хозяйств.

В 1988 ГОДУ

В ВО «АГРОПРОМИЗДАТ»

выходит в свет книга

Ребронн Э., Рутковски Ф. **Рыба домашнего копчения.** Пер. с нем. ФРГ, 1983, 9 л.

В книге описаны способы копчения пресноводной и морской рыбы в небольших коптильных цехах и домашних условиях. Приведены устройство различных коптильных установок и правила их эксплуатации, способы хранения и упаковки копченой рыбы.

Для технологов пищевых производств и владельцев приусадебных участков.